R 3812

Revue Trimestrielle
Tome 27 – Fascicule 2
Juin 1996

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

11 JUIL. 1996

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Source : MNHN

Source : MNHN

Pr 3835

Revue Trimestrielle
Tome 27 – Fascicule 2
Juin 1996

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00021884 4
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Écotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château - F 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (2) 1996 : 67-78

RYTHMES SAISONNIERS D'UNE SAVANE SOUDANO-SAHÉLIENNE EN RELATION AVEC L'HYDRODYNAMIQUE DU SOL*

Josiane SEGHIERI

ORSTOM, BP. 11416, Niamey, Niger

SUMMARY
(original scientific paper)

SEASONAL RHYTHMS IN A SUDANO-SAHELIAN SAVANNA IN RELATION TO SOIL WATER DYNAMICS

The aim of this study is to analyse how the vegetation responds to the seasonal variations of the rainy season and the water balance of a ferruginous soil in a savanna of the northern Cameroon. The onset of the rainy season varies from one year to another. The soil doesn't play a buffer role in the upper horizons where annual herbaceous plants exploit their resources. Consequently, seedlings survival and final structure of this stratum are governed by the incipient rains. Temporal variability of water availability combined with low fertility in these horizons, create an annual change in the species hierarchy. It is a "non-equilibrium coexistence" sustained by a probable post-cultural succession and human disturbances. The life cycles of plants are limited by the length of the rainy season. On the other hand, woody species can exploit deeper horizons which should supply plants with more available water during a longer period than upper horizons. Consequently, their phenological rhythms are distributed throughout the whole year, and the enduring underground system, exploiting a large soil volume, compensates the temporal variability of rainfall distribution. In this way, at the beginning of the rainy season, activity of the woody stratum would create an additional constraint for annual species. The annual stratum has to grow before becoming efficient competitors for water resources.

KEY WORDS : Dynamics - Ferruginous soil - Non-equilibrium - Northern Cameroon - Savanna - Strategies - Water resources.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'objectif de cette étude est d'analyser la réponse de la végétation aux variations saisonnières de la pluviosité et au comportement hydrodynamique d'un sol ferrugineux d'une savane du Nord-Cameroun. La pluviosité annuelle moyenne de 800 mm est répartie de juin à septembre. La distribution des premières pluies est très variable d'une année à l'autre. L'humidité du sol suit étroitement ces variations dans les horizons superficiels colonisés par les plantes herbacées annuelles. Cette période conditionne donc l'installation et la structure finale du tapis herbacé. La variation annuelle de la répartition des ressources hydriques se combine avec la faible fertilité du sol pour modifier la hiérarchie des espèces chaque année tout en conservant la même densité d'espèces et la même richesse spécifique. C'est une coexistence de non-équilibre des espèces, favorisées par une probable succession post-culturale et des perturbations anthropiques. La durée de la saison des pluies limite celle du cycle de vie des plantes. En revanche, les espèces ligneuses, qui ont accès à une réserve utile potentielle plus grande en profondeur, présentent des rythmes phénologiques étalés sur toute l'année. La pérennité d'un système souterrain exploitant un grand volume de sol compense les variations annuelles des précipitations mais doit constituer une concurrence supplémentaire pour les plantes annuelles qui ont à reconstituer chaque année leur système souterrain.

MOTS CLÉS : Dynamique - Sol ferrugineux - Instabilité - Nord-Cameroun - Savane - Stratégies - Hydrodynamique.

INTRODUCTION

Dans la région soudano-sahélienne du Cameroun, la pluviosité annuelle moyenne de 800 mm est répartie de juin à septembre (LETOUZEY, 1985). La distribution saisonnière des pluies, la topographie, les états de surface (CASENAVE & VALENTIN, 1989) et les caractéristiques hydriques des sols conditionnent fortement les ressources en eau dans le temps et dans l'espace. La végétation est soumise à de fortes variations de cette disponibilité en eau et à l'exploitation humaine de plus en plus intense (défrichement, ébranchage, feu, mise en culture, pâturage). L'objet de cette étude est d'analyser comment la distribution des pluies et le régime hydrique d'un sol ferrugineux non

* Manuscrit reçu le 28 août 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 22 janvier 1996.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

dégradé du Nord-Cameroun, en jachère depuis cinq ans, conditionnent les rythmes de vie de la végétation. Par rythmes de vie on entend l'établissement, le développement et la structure finale du tapis herbacé annuel, ainsi que les cycles phénologiques des plantes ligneuses et herbacées. D'autres facteurs interviennent-ils pour amplifier ou modérer l'effet des ressources hydriques seules ? La discussion des résultats fera appel aux concepts d'adaptation, de coexistence et de compétition.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La station fait partie du bassin versant de Mouda situé à 30 kilomètres au sud de Maroua, dans la plaine du Diamaré. La roche-mère est un gneiss à filons de quartz. Le sol étudié appartient à la catégorie des sols ferrugineux à concrétions. Ce type de sol est dominant dans la partie médiane et méridionale du bassin de la Bénoué où il couvre une superficie de 562 260 ha (unité cartographique n°18, BRABANT & GAVAUD, 1985). Les sols ferrugineux non dégradés du bassin versant de Mouda sont situés en haut de toposéquence (FIG. 1). Ils présentent une homogénéité morphologique d'ensemble par leur couleur rouge vif et leur structure peu développée (SEINY-BOUKAR, 1990). On peut y voir, par endroits, des blocs et des dalles de cuirasse très épaisse qui affleurent. La texture est à dominante sablo-argileuse (8-13 % d'argile en surface), avec un accroissement du taux d'argile en profondeur (20-28 % dans l'horizon B médian, FIG. 2 et TAB. I). La CEC varie

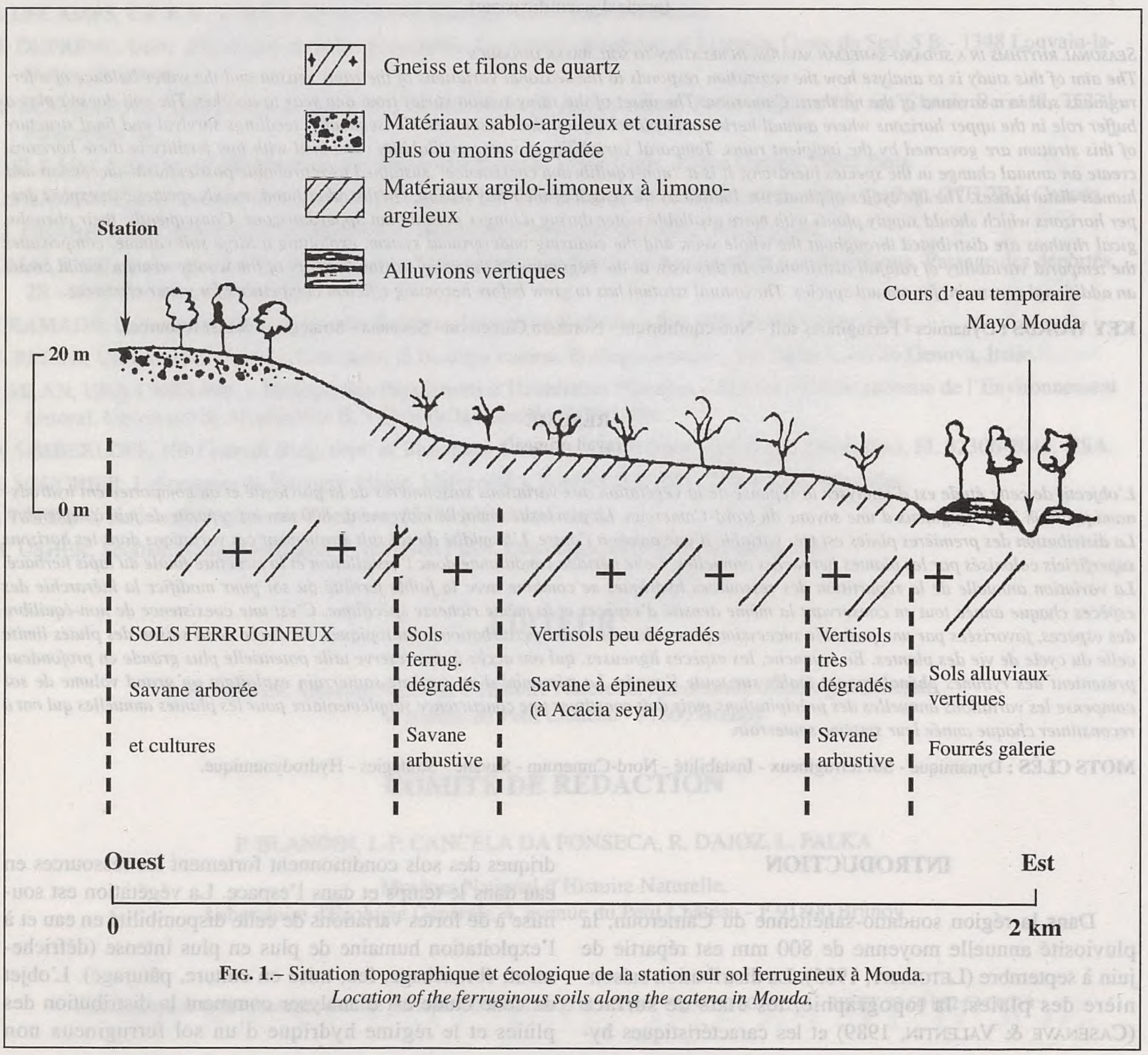


FIG. 1.– Situation topographique et écologique de la station sur sol ferrugineux à Mouda.
Location of the ferruginous soils along the catena in Mouda.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Caractéristiques analytiques des sols ferrugineux tropicaux de Mouda (d'après SEINY-BOUKAR 1990).
Analytic properties of the ferruginous soils in Mouda (SEINY-BOUKAR, 1990).

S = Somme des bases échangeables - *Somme of exchangeable cations*
T = Capacité d'échange cationique - *Cation exchange capacity*
S/T = Taux de saturation en bases - *Base saturation (%)*

Prof.	Granulométrie %				Bases échangeables %								
					%	%	%	%	Meq/100g		%	pH	M.O.
cm	A	L	Sf	Sg	Ca	Mg	K	Na	S	T	S/T		%
0-10	8.0	6.5	53.6	31.9	75.6	20.5	3.9	0.0	4.9	6.6	74.2	5.8	1.45
10-20	13.9	7.0	40.1	39.0	70.0	25.5	4.5	0.0	3.3	6.5	50.9	5.3	1.05
20-35	13.1	4.8	25.2	57.0	49.5	17.7	2.8	0.0	4.9	6.3	78.8	5.1	0.79
35-70	20.7	7.4	24.9	47.1	73.7	22.6	3.7	0.0	5.2	8.6	60.4	5.2	0.64
70-100	28.3	8.9	30.6	32.2	68.7	26.9	4.9	0.0	6.5	8.7	75.0	5.3	0.52
100-150	21.8	9.3	24.2	44.7	64.7	29.0	5.7	0.8	5.8	7.3	79.5	5.3	0.28

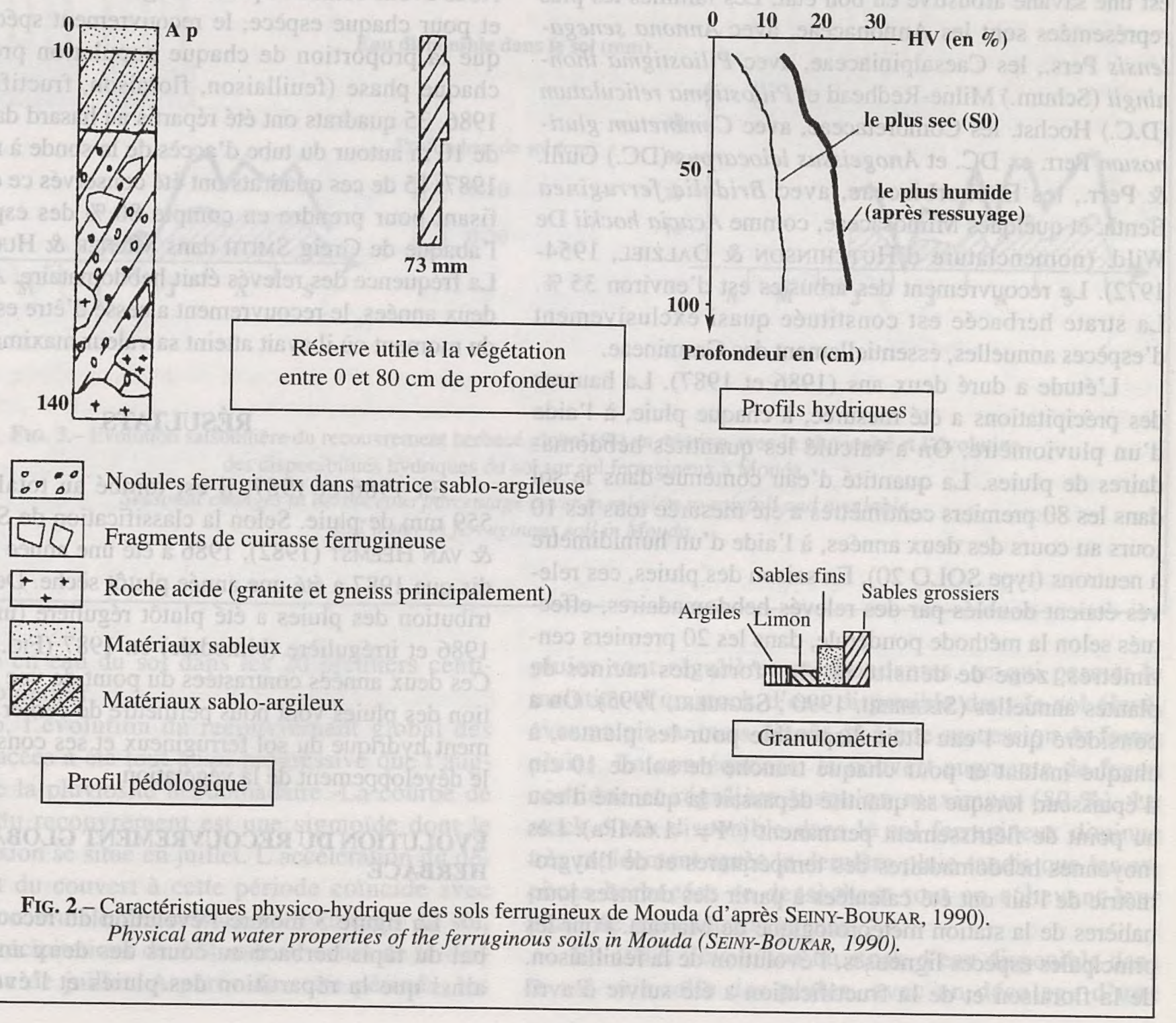


FIG. 2.– Caractéristiques physico-hydrique des sols ferrugineux de Mouda (d'après SEINY-BOUKAR, 1990).
Physical and water properties of the ferruginous soils in Mouda (SEINY-BOUKAR, 1990).

Source : MNHN

TABLEAU II.– Echantillonnage des espèces ligneuses.
Woody species sampling.

Espèce	Nombre d'individus suivis par espèce	Espèce	Nombre d'individus suivis par espèce
Sclerocarya birrea	3	*Piliostigma thonningii*	3
Acacia hockii	10	*Bridelia ferruginea*	10
Sterculia setigera	2	*Annona senegalensis*	2
Combretum glutinosum	10	*Strychnos spinosa*	10
Piliostigma reticulatum	3	*Dombeya quinqueseta*	3
Anogeissus leïocarpus	10	*Combretum collinum*	10

de 6 à 9 méq./100 g de terre. La matière organique (1,45 % en surface) décroît rapidement en profondeur et le pH reste à peu près constant (5,3 à 5,8). Le coefficient d'infiltration des pluies (pluie infiltrée/pluie totale en pourcentage), mesuré sur des sols ferrugineux de la même toposéquence sur une période de cinq ans, est de 80 à 90 % (THÉBÉ, 1987). La réserve d'eau utile pour les plantes est faible (40 mm dans les 40 premiers centimètres et 73 mm dans les 80 premiers centimètres). La végétation est une savane arbustive en bon état. Les familles les plus représentées sont les Annonaceae, avec *Annona senegalensis* Pers., les Caesalpiniaceae, avec *Piliostigma thonningii* (Schum.) Milne-Redhead et *Piliostigma reticulatum* (D.C.) Hochst. les Combretaceae, avec *Combretum glutinosum* Perr. ex DC. et *Anogeissus leiocarpus* (DC.) Guill. & Perr., les Euphorbiaceae, avec *Bridelia ferruginea* Benth. et quelques Mimosaceae, comme *Acacia hockii* De Wild. (nomenclature d'HUTCHINSON & DALZIEL, 1954-1972). Le recouvrement des arbustes est d'environ 35 %. La strate herbacée est constituée quasi exclusivement d'espèces annuelles, essentiellement des Gramineae.

L'étude a duré deux ans (1986 et 1987). La hauteur des précipitations a été mesurée, à chaque pluie, à l'aide d'un pluviomètre. On a calculé les quantités hebdomadaires de pluies. La quantité d'eau contenue dans le sol dans les 80 premiers centimètres a été mesurée tous les 10 jours au cours des deux années, à l'aide d'un humidimètre à neutrons (type SOLO 20). En saison des pluies, ces relevés étaient doublés par des relevés hebdomadaires, effectués selon la méthode pondérale, dans les 20 premiers centimètres, zone de densité la plus forte des racines de plantes annuelles (SEGHIERI, 1990 ; SEGHIERI, 1995). On a considéré que l'eau était disponible pour les plantes, à chaque instant et pour chaque tranche de sol de 10 cm d'épaisseur, lorsque sa quantité dépassait la quantité d'eau au point de flétrissement permanent (Ψ= -1.6MPa). Les moyennes hebdomadaires des températures et de l'hygrométrie de l'air ont été calculées à partir des données journalières de la station météorologique de Maroua. Pour les principales espèces ligneuses, l'évolution de la feuillaison, de la floraison et de la fructification a été suivie d'avril 1986 à novembre 1987 selon la méthode de GROUZIS & SICOT (1980). Pour chaque espèce, l'échantillonnage a consisté à retenir, pour le suivi, un nombre d'individus proportionnel à son importance relative sur la station afin d'avoir une représentation la plus fidèle possible de l'écosystème (TAB. II). Les relevés étaient hebdomadaires en saison des pluies et mensuels en saison sèche. Pour la strate herbacée, les relevés étaient effectués dans des quadrats de 30x30 cm selon la méthode de DURANTON (1978). Nous avons estimé le pourcentage de recouvrement global et pour chaque espèce, le recouvrement spécifique ainsi que la proportion de chaque population présente dans chaque phase (feuillaison, floraison, fructification). En 1986, 35 quadrats ont été répartis au hasard dans un rayon de 10 m autour du tube d'accès de la sonde à neutrons. En 1987, 15 de ces quadrats ont été conservés ce qui était suffisant pour prendre en compte 80 % des espèces (selon l'abaque de Greig SMITH dans MILNER & HUGUES, 1968). La fréquence des relevés était hebdomataire. Au cours des deux années, le recouvrement a cessé d'être estimé à partir du moment où il avait atteint sa valeur maximale.

RÉSULTATS

En 1986 et 1987, il est tombé au total 715 mm et 559 mm de pluie. Selon la classification de STROOSNIJDER & VAN HEEMST (1982), 1986 a été une année normale tandis que 1987 a été une année plutôt sèche. De plus, la distribution des pluies a été plutôt régulière (unimodale) en 1986 et irrégulière (bimodale) en 1987 (FIG. 3 et FIG. 4). Ces deux années contrastées du point de vue de la répartition des pluies vont nous permettre de cerner le comportement hydrique du sol ferrugineux et ses conséquences sur le développement de la végétation.

ÉVOLUTION DU RECOUVREMENT GLOBAL DU TAPIS HERBACÉ

La figure 3 montre l'évolution du recouvrement global du tapis herbacé au cours des deux années d'étude ainsi que la répartition des pluies et l'évolution de la

Source : MNHN

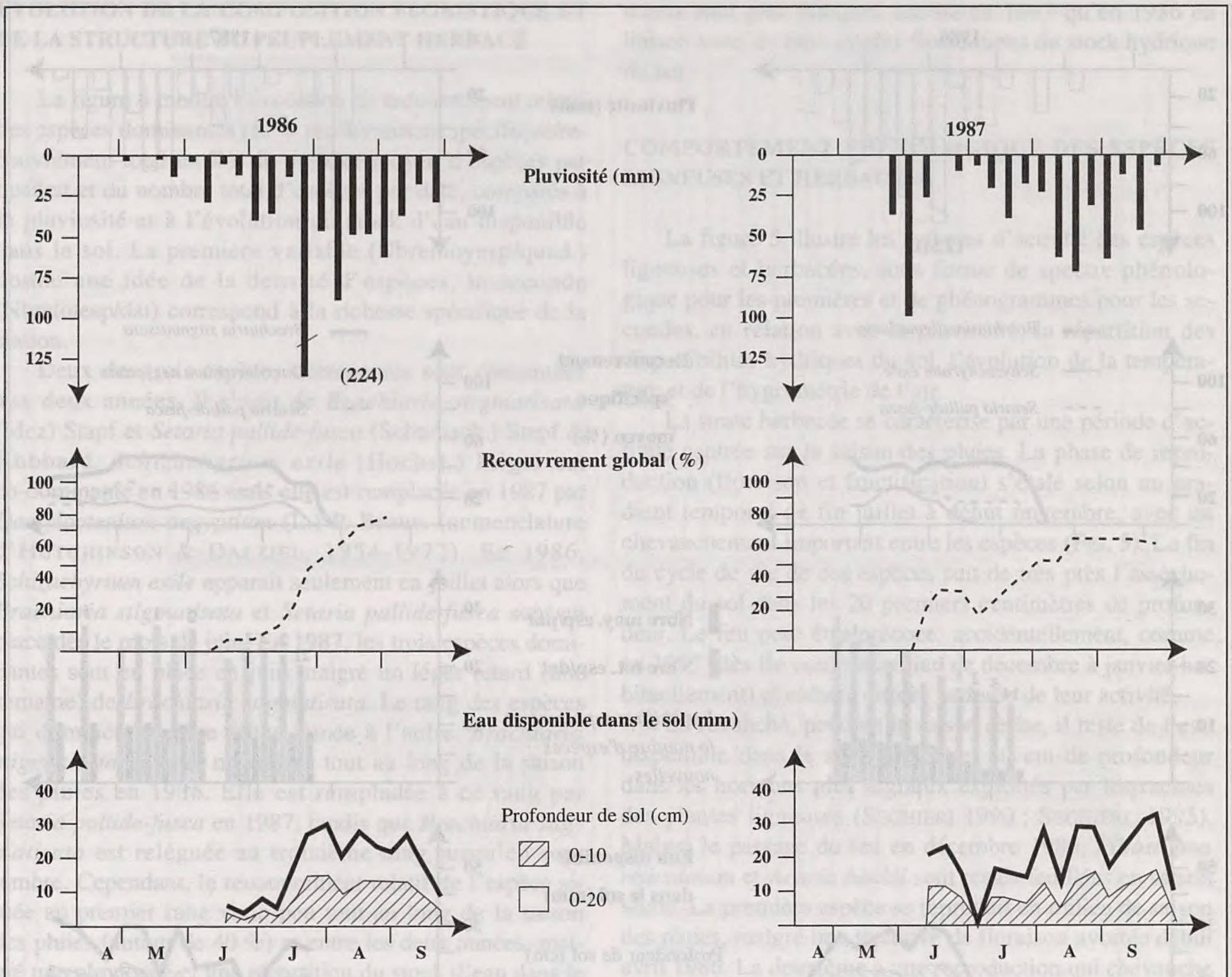


FIG. 3.– Evolution saisonnière du recouvrement herbacé global (%) en relation avec la pluviosité et l'évolution des disponibilités hydriques du sol sur sol ferrugineux à Mouda.

Seasonal changes in herbaceous percentage cover in relation to rainfall and available soil water in ferruginous soil in Mouda.

disponibilité en eau du sol dans les 20 premiers centimètres de profondeur.

En 1986, l'évolution du recouvrement global des plantes herbacées a été tout aussi progressive que l'augmentation de la pluviosité hebdomadaire. La courbe de l'évolution du recouvrement est une sigmoïde dont le point d'inflexion se situe en juillet. L'accélération du développement du couvert à cette période coïncide avec l'augmentation brutale des ressources hydriques du sol, suite à des précipitations de 224 mm au cours de la dernière semaine de juillet. A partir de cette période, les pluies sont régulières et abondantes, ce qui permet le maintien d'un stock d'eau disponible dans le sol élevé, avec un pic au mois d'août dû à une succession de fortes pluies. En conséquence, le couvert augmente de façon continue et régulière jusqu'au maximum (80 %). Le stock d'eau disponible dans le sol ferrugineux diminue très rapidement après la dernière pluie tandis que les espèces herbacées se dessèchent tout en achevant leur phase de reproduction sexuée.

En 1987, l'évolution du stock d'eau disponible dans le sol suit celle des pluies, avec un décalage d'une

Source : MNHN

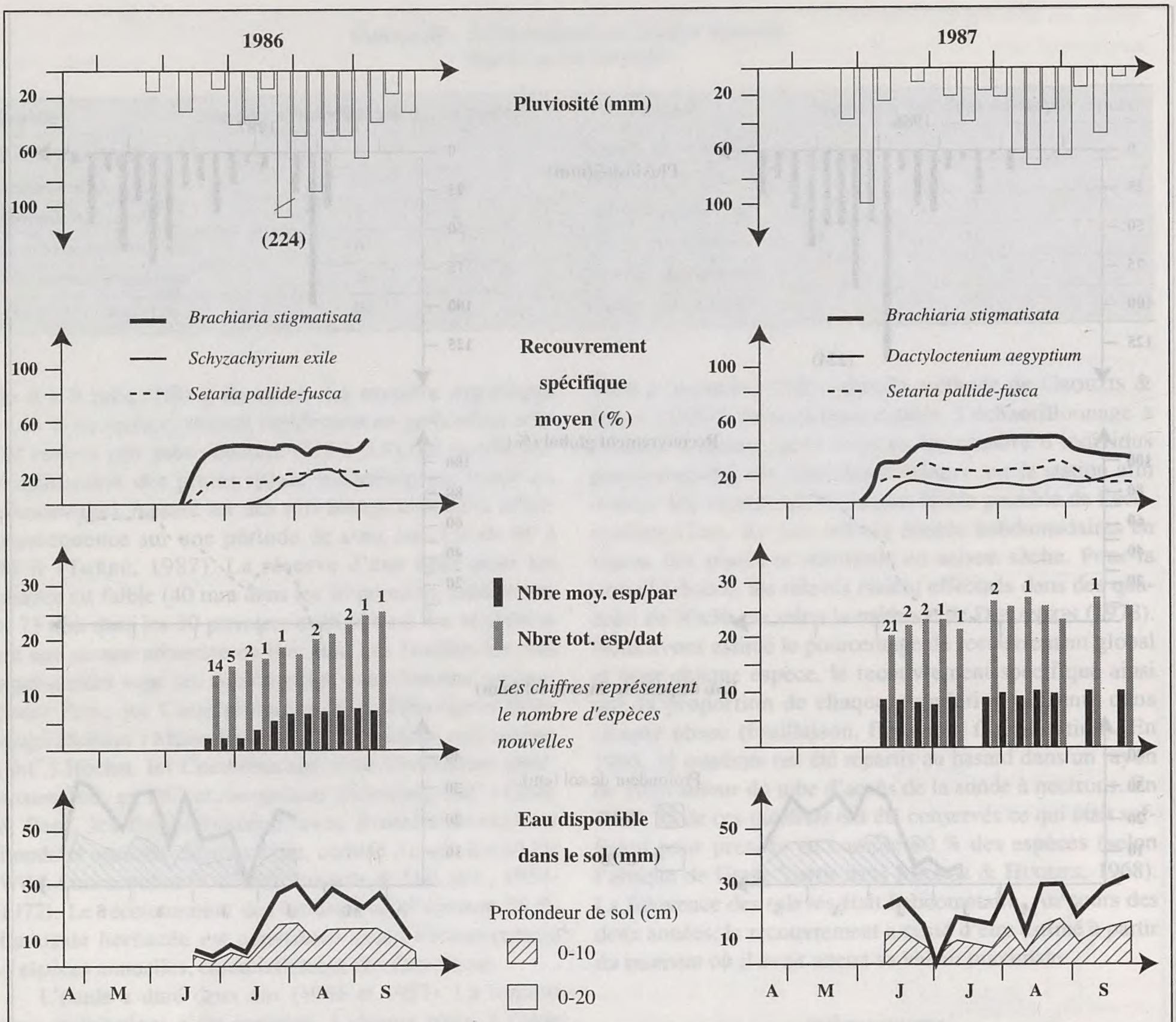


FIG. 4.– Evolution saisonnière de la structure spécifique du tapis herbacé en relation avec la pluviosité et l'évolution des disponibilités hydriques sur sol ferrugineux à Mouda.
Seasonal changes in specific pattern of the herbaceous stratum in relation to rainfall and available soil water in ferruginous soil in Mouda.

Nombre moy.esp/par = Nombre moyen d'espèces par quadrat - *Average of the number of species per quadrat.*
Nombre tot.esp/dat = Nombre total d'espèces sur la station par date - *Total number of species on the station at each date.*

semaine environ. Les pluies ont été très irrégulières par rapport à l'année précédente. De fin mai à mi juin 1987, les pluies totalisent 150 mm, c'est-à-dire presque 4 fois plus qu'en 1986 au cours de la même période. Elles sont suivies d'une semaine entière sans aucune pluie puis de deux semaines avec des pluies hebdomadaires inférieures à 10 mm. Cela s'est traduit, sur la strate herbacée, par l'accroissement rapide du recouvrement jusqu'au 15 juin où il a atteint 30 % (contre 10 % à la même date en 1986), suite aux pluies reçues fin mai à début juin. Ensuite, le couvert régresse jusqu'à 20 % début juillet. Cette baisse du recouvrement correspond à un dessèchement létal de nombreuses plantules dû à l'assèchement du sol durant les trois semaines très peu arrosées. Avec la reprise régulière des pluies de début juillet jusqu'à fin août, le stock d'eau se reconstitue, mais avec des variations plus amples qu'en 1986. Le couvert maximum, de seulement 60 %, a été atteint dès la mi-août, contrairement à 1986 où il était en augmentation continue jusqu'en septembre.

Source : MNHN

ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE ET DE LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT HERBACÉ

La figure 4 montre l'évolution du recouvrement relatif des espèces dominantes (Rr = recouvrement spécifique/recouvrement total en %), du nombre moyen d'espèces par quadrat et du nombre total d'espèces par date, comparés à la pluviosité et à l'évolution du stock d'eau disponible dans le sol. La première variable (Nbremoyesp/quad.) donne une idée de la densité d'espèces, la seconde (Nbretotesp/dat) correspond à la richesse spécifique de la station.

Deux des trois espèces dominantes sont communes aux deux années. Il s'agit de *Brachiaria stigmatisata* (Mez) Stapf et *Setaria pallide-fusca* (Schumach.) Stapf & Hubbard. *Schizachyrium exile* (Hochst.) Pilger est co-dominante en 1986 mais elle est remplacée en 1987 par *Dactyloctenium aegyptium* (L.) P. Beauv. (nomenclature d'HUTCHINSON & DALZIEL, 1954-1972). En 1986, *Schizachyrium exile* apparaît seulement en juillet alors que *Brachiaria stigmatisata* et *Setaria pallide-fusca* sont en place dès le mois de juin. En 1987, les trois espèces dominantes sont en place en juin malgré un léger retard (une semaine) de *Brachiaria stigmatisata*. Le rang des espèces qui dominent change d'une année à l'autre. *Brachiaria stigmatisata* domine nettement tout au long de la saison des pluies en 1986. Elle est remplacée à ce rang par *Setaria pallide-fusca* en 1987, tandis que *Brachiaria stigmatisata* est reléguée au troisième rang jusqu'en septembre. Cependant, le recouvrement relatif de l'espèce située au premier rang varie peu tout au long de la saison des pluies (autour de 40 %) et entre les deux années, malgré une pluviosité et une répartition du stock d'eau dans le sol très différentes les deux années.

Les fortes pluies en début de saison en 1987 ont permis l'apparition, à cette période, de plus d'espèces qu'en 1986 (21 contre 14). Cependant, en fin de saison, ce nombre est peu différent entre les deux années (autour de 25). Le nombre total d'espèces sur la station croît régulièrement en 1986, de juin à septembre, tandis qu'en 1987, élevé dès le début de saison, il augmente peu et fluctue jusqu'à fin septembre. Le nombre moyen d'espèces par quadrat suit une sigmoïde en 1986 et atteint fin juillet un palier d'environ 8 espèces. En 1987, il est déjà autour de 8 espèces en juin et fluctue jusqu'à la fin de la saison, comme le nombre total d'espèces sur la station.

On remarque de nouvelles apparitions d'espèces jusqu'en fin de saison au cours des deux années. Des apparitions d'espèces "tardives" peuvent se produire après une baisse du nombre total d'espèces (comme fin juillet en 1986 ou début septembre en 1987) ou en même temps qu'une baisse du nombre total d'espèces (comme mi-juillet en 1987). Il y a donc des remplacements intrasaisonniers au niveau des espèces dominées. Ces remplacements sont plus marqués encore en 1987 qu'en 1986 en liaison avec les plus amples fluctuations du stock hydrique du sol.

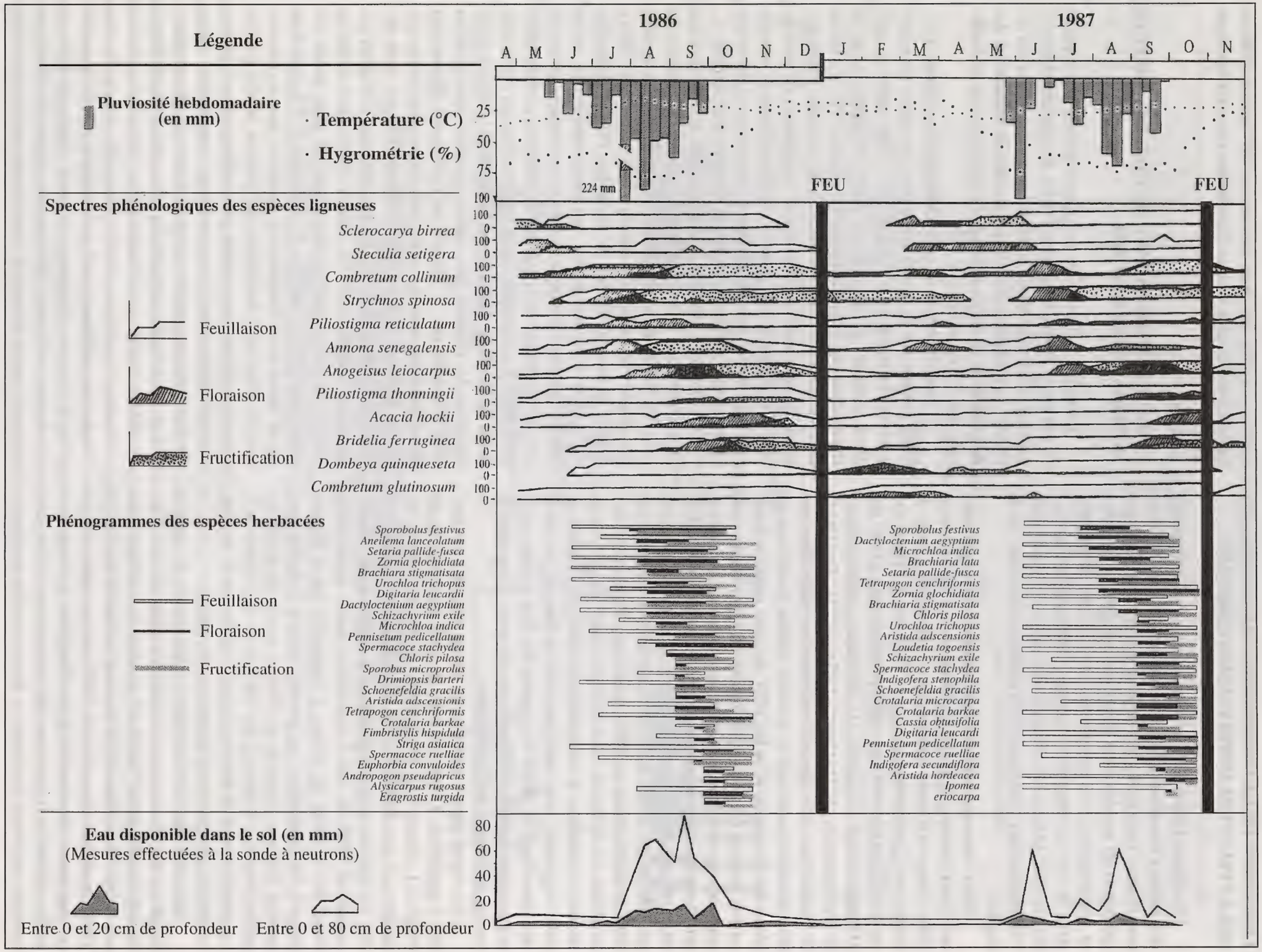
COMPORTEMENT PHÉNOLOGIQUE DES ESPÈCES LIGNEUSES ET HERBACÉES

La figure 5 illustre les rythmes d'activité des espèces ligneuses et herbacées, sous forme de spectre phénologique pour les premières et de phénogrammes pour les secondes, en relation avec la pluviosité, la répartition des disponibilités hydriques du sol, l'évolution de la température et de l'hygrométrie de l'air.

La strate herbacée se caractérise par une période d'activité centrée sur la saison des pluies. La phase de reproduction (floraison et fructification) s'étale selon un gradient temporel de fin juillet à début novembre, avec un chevauchement important entre les espèces (FIG. 5). La fin du cycle de vie de ces espèces suit de très près l'assèchement du sol dans les 20 premiers centimètres de profondeur. Le feu peut être précoce, accidentellement, comme en 1987 (dès fin octobre au lieu de décembre à janvier habituellement) et réduire encore la durée de leur activité.

En revanche, pendant la saison sèche, il reste de l'eau disponible dans le sol entre 20 et 80 cm de profondeur dans les horizons plus argileux exploités par les racines des plantes ligneuses (SEGHIERI 1990 ; SEGHIERI, 1995). Malgré le passage du feu en décembre 1986, *Piliostigma reticulatum* et *Acacia hockii* sont restés feuillées en saison sèche. La première espèce se reproduit en milieu de saison des pluies, malgré une tentative de floraison avortée début avril 1986. La deuxième a une reproduction qui chevauche la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche suivante. La plupart des espèces perdent leurs feuilles mais il semble que le feu soit un événement déterminant de ce comportement, excepté pour *Sclerocarya birrea* (A. Rich.) Hochst. et *Sterculia setigera* Del. qui sont défeuillées indépendamment de son passage. Ces deux espèces se reproduisent en saison sèche juste avant la feuillaison. Les premières pluies tombent juste quand ces arbres sont déjà en feuilles. La remontée de l'hygrométrie ou la baisse de la température semblent plus en relation avec le début de la feuillaison qui précède de très peu les premières pluies. Les espèces qui semblent aptes à conserver des feuilles toute l'année mais qui sont brûlées par le feu montrent une grande variété de la période de reproduction en fonction des espèces. En effet, elles peuvent fleurir en même temps que tombent les premières pluies (*Strychnos spinosa* Lam., *Annona senegalensis*, *Combretum collinum*) avec parfois des tentatives avortées plus précoces (comme *Annona senegalensis* et *Combretum collinum*). Elles peuvent également fleurir en milieu de saison des pluies, stratégie plus prudente, s'assu-

Source : MNHN


Légende
Pluviosité hebdomadaire (en mm)
· Température (°C)
· Hygrométrie (%)
1986
1987
A M J J A S O N D J F M A M J J A S O N
224 mm
FEU
FEU
Spectres phénologiques des espèces ligneuses
Feuillaison
Floraison
Fructification
Sclerocarya birrea
Steculia setigera
Combretum collinum
Strychnos spinosa
Piliostigma reticulatum
Annona senegalensis
Anogeisus leiocarpus
Piliostigma thonningii
Acacia hockii
Bridelia ferruginea
Dombeya quinqueseta
Combretum glutinosum
Phénogrammes des espèces herbacées
Feuillaison
Floraison
Fructification
Sporobolus festivus
Aneilema lanceolatum
Setaria pallide-fusca
Zornia glochidiata
Brachiara stigmatisata
Urochloa trichopus
Digitaria leucardii
Dactyloctenium aegyptium
Schizachyrium exile
Microchloa indica
Pennisetum pedicellatum
Spermacoce stachydea
Chloris pilosa
Sporobus microprolus
Drimiopsis barteri
Schoenefeldia gracilis
Aristida adscensionis
Tetrapogon cenchriformis
Crotalaria barkae
Fimbristylis hispidula
Striga asiatica
Spermacoce ruelliae
Euphorbia convuloides
Andropogon pseudapricus
Alysicarpus rugosus
Eragrostis turgida
Sporobolus festivus
Dactyloctenium aegyptium
Microchloa indica
Brachiaria lata
Setaria pallide-fusca
Tetrapogon cenchriformis
Zornia glochidiata
Brachiaria stigmatisata
Chloris pilosa
Urochloa trichopus
Aristida adscensionis
Loudetia togoensis
Schizachyrium exile
Spermacoce stachydea
Indigofera stenophila
Schoenefeldia gracilis
Crotalaria microcarpa
Crotalaria barkae
Cassia obtusifolia
Digitaria leucardi
Pennisetum pedicellatum
Spermacoce ruelliae
Indigofera secundiflora
Aristida hordeacea
Ipomea
eriocarpa
Eau disponible dans le sol (en mm)
(Mesures effectuées à la sonde à neutrons)
Entre 0 et 20 cm de profondeur
Entre 0 et 80 cm de profondeur

Source : MNHN

rant que les disponibilités en eau sont au maximum (comme *Anogeissus leïocarpus*). D'autres fleurissent en fin de saison des pluies (comme *Piliostigma thonningii* et *Bridelia ferruginea*), après que les réserves d'assimilats ont été reconstituées par une photosynthèse continue tout au long de la saison des pluies. Enfin, certaines espèces se reproduisent entièrement en pleine saison sèche comme *Dombeya quinqueseta* (Del.) Exell et *Combretum glutinosum*. Les réserves en eau du sol disponibles en profondeur en saison sèche et une longue période d'activité photosynthétique avant et après la reproduction contribuent à maintenir une telle stratégie. C'est le moment où les parasites et les prédateurs sont les moins nombreux et où le feu ne risque plus d'anéantir l'effort de reproduction.

Cependant, malgré un étalement de leur activité qui dépasse largement la saison des pluies, toutes les espèces ligneuses sont en activité entre juin et septembre. C'est justement la période à laquelle les plantes annuelles sont limitées pour s'installer, se développer et se reproduire.

DISCUSSION

Pour les deux années de suivi, on constate que l'humidité du sol sableux entre 0 et 20 cm de profondeur répond rapidement aux variations hebdomadaires de la pluviosité. Les pics de disponibilité en eau suivent les pics des précipitations et les assèchements du sol suivent les périodes d'aridité climatique. Ce comportement est lié aux caractéristiques physico-hydriques du sol. Dans les horizons superficiels, du fait de sa texture faiblement argileuse, il présente une faible capacité de rétention de l'eau et une petite réserve utile potentielle. Le sol plus argileux au-delà de 35 cm de profondeur est difficile à atteindre par des espèces annuelles qui doivent reconstituer leur système racinaire chaque année. La cuirasse constitue un obstacle supplémentaire au développement du système racinaire diffus qui caractérise les Graminées (WALTER, 1971 ; SEGHIERI, 1995). Les plantes herbacées ne disposent donc que d'un petit réservoir hydrique. En période de pluies abondantes, beaucoup d'eau est perdue par ruissellement, évaporation et drainage vertical et latéral (SEINY-BOUKAR, 1990). Par conséquent, l'installation des annuelles est fortement conditionnée par la répartition des précipitations, en particulier en début de saison. Des premières pluies régulières induisent une installation progressive des populations d'espèces comme en 1986. Des premières pluies abondantes, comme en 1987, induisent une installation massive des plantes. Les périodes de sécheresse qui les suivent font diminuer considérablement leur population. Avec la reprise des précipitations, elles sont remplacées par de nouvelles plantes restées sous forme de graines viables dans le sol et nécessitant une humidification plus longue avant de pouvoir germer (PENNING DE VRIES & DJITEYE, 1982). Le stock de graines est rarement limitant dans les communautés de plantes annuelles (stratégie démographique "r" de populations soumises à d'importantes variations de l'environnement, RAMADE, 1984) ; cependant, les cohortes tardives de 1987 ont bénéficié d'une période de croissance plus courte que les plantes installées plus précocement l'année précédente. SCHOLES (1990) suggère que l'alimentation hydrique des plantes contrôle la durée de leur période de croissance (longue en 1986 et courte en 1987), tandis que la fertilité chimique contrôle leur vitesse de croissance pendant cette période. Une fois installée, cette végétation s'est développée mais jusqu'à constituer un tapis moins couvrant et moins dense qu'en 1986, du fait d'une période de croissance courte et d'une fertilité du sol faible en surface. Elle s'est maintenue jusqu'à la fin de la saison, car elle était peu consommatrice d'eau et parce que les pluies sont devenues abondantes et régulières. Il a été constaté au cours des deux années qu'à partir du moment où les pluies deviennent régulières, les plantules installées croissent jusqu'à leur développement maximum.

En fin de saison de croissance, au cours des deux années, la faible variation de la densité d'espèces, de la richesse spécifique globale de la station et de l'importance relative de l'espèce dominante montre que le nombre d'espèces pouvant coexister, tant à l'échelle du quadrat que de la station, est à peu près constant d'une année sur l'autre. En revanche, la hiérarchie des dominances varie entre les deux années, ce qui suppose l'existence, au cours de la période d'installation des plantules, de facteurs qui contrôlent le jeu compétitif en favorisant chaque année une espèce différente. L'inversion du succès compétitif peut être une réponse aux variations temporelles des ressources (HUTCHINSON, 1948 ; RICE, 1989 & 1992). Dans les communautés d'espèces annuelles, l'irrégularité de la pluviosité (quantité et répartition) est responsable d'une grande variation des rythmes de germination entre les années, comme entre 1986 et 1987. De même qu'en Californie, le stade le plus sensible du cycle court des espèces annuelles se situe au moment de la composition du tapis herbacé en cours d'installation, quand la variation des précipitations entre les années est la plus grande. Les périodes de sécheresse du début de la saison des pluies (comme en 1987, par exemple) libèrent des emplacements qui peuvent ensuite être occupés par d'autres espèces ayant une période, un taux et un rythme de germination

FIG. 5.– Phénologie des espèces herbacées et de quelques espèces ligneuses en relation avec l'évolution saisonnière des principaux paramètres climatiques et des disponibilités hydriques du sol ferrugineux à Mouda.
Phenology of the herbaceous species and of some woody species in relation to the seasonal changes of the main climatic factors and the soil water availabilities in ferruginous soil in Mouda.

Source : MNHN

différents de celles ayant germé après les toutes premières pluies (VAN DER MAAREL, 1988 ; HUENNEKE & MOONEY, 1989 ; RICE, 1992). Des expérimentations ont montré l'importance des conditions de l'environnement au moment des germinations sur le succès compétitif des espèces (RICE, 1989). L'interaction entre la capacité à germer et à s'installer des espèces et la variation des conditions hydriques contribuent fortement au changement annuel de la hiérarchie des espèces.

Cependant, d'autres facteurs sont susceptibles d'intervenir pour modérer l'ampleur de la domination d'une seule espèce chaque année. La fertilité peu élevée du sol sur la profondeur d'occupation par les racines des plantes annuelles limite la compétition en réduisant la vitesse de croissance des plantes, donc la vitesse à laquelle les populations atteignent l'équilibre compétitif (FROST *et al.,* 1986 ; VAN DER MAAREL, 1988 ; SCHOLES, 1990). Cela conduit à la coexistence d'un plus grand nombre de compétiteurs potentiels pour l'eau et limite la dominance de quelques uns. Une dominance prononcée indiquerait en effet une fertilité chimique élevée (VAN DER MAAREL, 1988). Cette hypothèse se confirme car les vertisols en bon état du même bassin versant montrent une dominance constante de *Loudetia togoensis* (SEGHIERI *et al.,* 1994). Enfin, l'âge récent de la jachère (cinq ans) implique l'existence d'une dynamique post-culturale (succession secondaire) de remplacement progressif des espèces adventices qui contribuerait à la faible variation du nombre total d'espèces d'une année à l'autre (MITJA, 1990 ; FLORET & PONTANIER, 1993).

Ainsi, la structure de la strate herbacée qui se développe sur le sol ferrugineux étudié subit des variations interannuelles qui semblent refléter l'absence d'équilibre dynamique (HUTCHINSON. 1948 ; VAN DER MAAREL, 1988 ; RICE, 1989 & 1992). Cet état est entretenu par la variabilité interannuelle des précipitations en début de saison, au moment où les plantules sont en concurrence pour la colonisation du territoire, en combinaison avec une fertilité peu élevée constituant un stress supplémentaire au cours de leur croissance. Il est probablement favorisé encore par une dynamique de succession post-culturale. Le pâturage devrait également contribuer à retarder l'accession à un équilibre stable de la communauté en perturbant le jeu compétitif naturel de façon hétérogène à l'échelle de la station (HARPER, 1977). Le cycle de vie court des espèces annuelles représente une stratégie adaptative à un environnement où le risque de mortalité est élevé (SCHAFFER & GADGIL, 1975 ; SEGHIERI *et al.,* 1995).

Les rythmes phénologiques observés sur les espèces ligneuses sur sol ferrugineux au Nord-Cameroun concordent avec ceux observés par d'autres auteurs ayant travaillé sur les mêmes espèces en savane africaine (MENAUT & CÉSAR, 1979 ; POUPON, 1979 ; PIAT *et al.*, 1980 ; NOUVELLET, 1987 ; FOURNIER, 1990). La répartition des pluies n'apparaît pas comme un facteur aussi limitant pour l'activité des espèces ligneuses que pour les espèces annuelles. Celles-ci montrent une grande diversité de la période de feuillaison et de reproduction. L'eau disponible tout au long de l'année en profondeur permet l'expression de stratégies très différentes. Cependant, ce qui est commun à la plupart des espèces ligneuses étudiées est qu'elles sont "arido-actives", au sens d'EVENARI (1986), quelle que soit la phase phénologique en cours en saison sèche. Une activité en saison sèche est possible grâce à un système racinaire pérenne leur permettant d'atteindre des ressources hydriques et minérales plus abondantes et plus durables en profondeur qu'en surface. En effet, les racines des plantes ligneuses sur cette station peuvent descendre à plusieurs mètres de profondeur, malgré une densité racinaire plus élevée en surface (SEGHIERI, 1995). De plus, l'existence d'organes de stockage de l'eau dans le tronc ou les racines n'est pas à exclure (KEMP, 1983). Les espèces présentes sur les sols très dégradés du bassin versant, dans lesquels l'infiltration est réduite aux premiers centimètres de profondeur, ont une activité limitée par la durée de la saison des pluies comme les plantes annuelles (SEGHIERI *et al.,* 1995). La grande gamme de rythmes de vie des espèces ligneuses étudiées contribue à la stabilité de leur coexistence, contrairement aux communautés d'espèces annuelles. Le décalage des différentes phases phénologiques qui existe entre les espèces leur permet de se maintenir dans des conditions très variables dans le temps et dans l'espace. Malgré le passage du feu en saison sèche, la reprise des activités de saison sèche est assez rapide, ce qui suppose une bonne adaptation également à cette perturbation.

Cependant, en saison des pluies, l'activité des espèces ligneuses est très importante aussi au moment où les espèces annuelles se développent. Ce chevauchement des activités des deux composantes de la savane participe à l'assèchement rapide du sol dans les horizons superficiels. L'activité simultanée des arbres accroît la contrainte subite par les plantes herbacées (variations rapides du stock d'eau et fertilité peu élevée) et contribue à limiter la durée de leur cycle de vie.

CONCLUSION

La grande variabilité des ressources en eau dans les horizons de surface accessibles aux espèces annuelles les rend nettement tributaires de la répartition des pluies, et ce d'autant plus que leur croissance est limitée par une fertilité chimique du sol peu élevée dans ces horizons. La précarité de la survie des espèces herbacées et de leur régénération est renforcée par une concurrence directe des plantes ligneuses pérennes en saison des pluies. Les espèces ligneuses pallient les variations de la pluviosité par la pérennité de leur système souterrain, le plus grand

Source : MNHN

volume de sol exploité et l'accès à des ressources plus abondantes et durables en profondeur.

Cette étude montre que la coexistence et la dominance dans les communautés d'espèces annuelles sont principalement déterminées par les possibilités d'installation des plantes en fonction des variations successives des ressources disponibles et des contraintes qu'elles subissent. Dans des environnements très changeants comme celui décrit ici, les conditions optimales de régénération (installation, croissance et reproduction) peuvent différer en fonction des espèces (CHESSON & HUNTLY, 1989). Cependant, les périodes où ces conditions se réalisent sont tellement limitées dans le temps, et leur chevauchement est tellement important (comme celui des phénophases), qu'elles peuvent difficilement être différenciées et comparées. Ainsi, des espèces presque identiques du point de vue de leurs niches écologiques peuvent coexister conformément aux considérations théoriques récentes (CHESSON, 1991 ; VAN DER MAAREL & SYKES, 1993).

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements à Mr LE FLOC'H (CNRS, CEFE, Montpellier).

BIBLIOGRAPHIE

BRABANT, P. & GAVAUD, M., 1985.– *Les sols et les ressources en terre du Nord-Cameroun*. Carte et notice expl. N° 103. MESRES-IRA, Yaoundé (Cameroun) - ORSTOM ed., Paris.

CASENAVE, A. & VALENTIN, C., 1989.– *Les états de surface de la zone sahéliennes. Influence sur l'infiltration*. ORSTOM ed., coll. Didactiques, Paris.

CHESSON, P., 1991.– A need for niches ? *Trends Ecol. Evol.*, 6 : 26-28.

CHESSON, P. & HUNTLY, N., 1989.– Short-termstabilities and long-term community dynamics. *Tree*, 4 : 293-298.

DURANTON, J.-F., 1978.– Étude phénologique de groupements herbeux en zone tropicale semi-aride I. Méthodologie. *Adansonia*, ser. 2, 18 : 183-197.

EVENARI, M., 1986.– Adaptation of plants and animals to the desert environment. *In :* EVENARI, M., NOY-MEIR, R.I. & GOODALL, D.W. (eds.), *Hot deserts and arid shrublands. Ecosytems of the Word 12B*. Elsevier, Amsterdam : 79-92.

FLORET, C. & PONTANIER, R., 1993.– Recherches sur la dynamique de la végétation des jachères en Afrique tropicale. *In* : FLORET, C. & SERPENTIÉ, G., *La jachère en Afrique de l'Ouest*. Éditions de l'ORSTOM, coll. Colloques et Séminaires, Paris : 33-46.

FOURNIER, A., 1990.– *Phénologie, croissance et production végétale dans quelques rares savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient de sécheresse*. Éditions de l'ORSTOM, coll. Etudes et Thèses, Paris.

FROST, P., MEDINA, E., MENAUT, J.C., SOLBRIG, O., SWIFT, M. & WALKER, B.H., 1986.– *Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for collaborative programme of research*. IUBS-Unesco-MAB, Biology International, special issues N° 10.

GROUZIS, M. & SICOT, M., 1980.– Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes : Influence de quelques facteurs écologiques. *In :* LE HOUEROU, H.N. (ed.), *Les fourrages ligneux en Afrique. Etat actuel des connaissances*. Colloque sur les fourrages ligneux en Afrique, Addis-Abeba, 8-12 avril 1980. Centre International pour l'Elevage en Afrique, Addis-Abeba : 231-237.

HARPER, J.L., 1977.– *Population biology of plants*. Academic Press, London.

HUENNEKE, L.F. & MOONEY, H.A., 1989.– The California annual grassland : an overview. *In :* HUENNEKE, L.F. & MOONEY, H.A., *Grassland structure and function. California annual grassland*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London : 213-218.

HUTCHINSON, G.E., 1948.– Circular causal systems in ecology. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 50 : 221-246.

HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J.M., 1954-1972.– Flora of West tropical Africa, second edition. Crown Agents for Oversea Governments and Administrations, Millbank, London.

KEMP, P.R., 1983.– Phenological patterns of Chihuahuan desert plant in relation to the timing of water availability. *J. Ecology*, 73 : 427-436.

LETOUZEY, R., 1985.– *Carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000, 1*. IRA (Herbier National), Yaoundé (Cameroun)-Institut de la carte Internationale de la Végétation, Toulouse.

MENAUT, J.C. & CÉSAR, J., 1979.– Structure and primary productivity of Lamto savanna, Ivory Coast. *Ecology*, 60 : 1197-1210.

MILNER, C. & HUGUES, R.E., 1968.– *Methods for the measurement of the primary production of grassland*. IBP Handbook N°6, Blackwell Scientific publications.

MITJA, D., 1990.– *Influence de la culture itinérante sur la végétation d'une savane humide de Côte d'Ivoire (Booro-Borotou ; Touba)*. Thèse de Doctorat, Université de Paris VI.

NOUVELLET, Y., 1987.– *Fiches techniques de diverses essences de la région de Maroua*. MESRES-IRA-CRF, Maroua (Cameroun).

PENNING DE VRIES, F.W.T. & DJITEYE, M.A., 1982.– *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen (Pays-Bas).

PIOT, J., NEBOUT, J.P., NANOT, R. & TOUTAIN, B., 1980.– *Utilisation des ligneux sahéliens par les herbivores domestiques. Etude quantitative dans la zone sud de la mare d'Oursi (Haute-Volta)*. GERDAT-CTFT-IEMVT.

POUPON, H., 1979.– Etude de la phénologie de la strate ligneuses à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bulletin IFAN*, tome 41, sér. A, n°1 : 44-85.

RAMADE, F., 1984.– *Éléments d'écologie : écologie fondamentale*. McGraw-Hill, Paris : 309-314.

RICE, K.J., 1989.– Competitive interactions in California annual grasslands. *In :* HUENNEKE, L.F. & MOONEY, H.A., *Grassland structure and function. California annual grassland*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London : 59-71.

RICE, K.J., 1992.– Theory and conceptual issues. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 42 : 9-26.

SCHAFFER, W.M. & GADGIL, M.D., 1975.– Selection for optimal life history in plants. *In :* CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Belkenap Press of Harvard University Press, Cambridge : 142-153.

SCHOLES, R.J., 1990.– The influence of soil fertility on the ecology of southern African dry savannas. *J. Biogeography*, 17 : 415-419.

Source : MNHN

SEGHIERI, J., 1990.– *Dynamique saisonnière d'une savane soudano-sahélienne au Nord-Cameroun*. Thèse de Doctorat, Univ. Sciences et Techniques, Montpellier II.

SEGHIERI, J., 1995.– The rooting patterns of woody and herbaceous plants in a savanna ; are they complementary or in competition ? *Afr. J. Ecol.* 23 : 358-365.

SEGHIERI, J., FLORET, C. & PONTANIER, R., 1994.– Development of an herbaceous cover in a Sudano-Sahelian savanna in North Cameroon in relation to available water. *Vegetatio*, 114 : 175-184.

SEGHIERI, J., FLORET, C. & PONTANIER, R., 1995.– Plant phenology in relation to water availability : herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *J. Trop. Ecol.*, 11 : 237-254.

SEINY-BOUKAR, L., 1990.– *Régime hydrique et érodibilité des sols au nord du Cameroun. Propositions d'aménagement*. Thèse de 3° cycle, Univ. de Yaoundé (Cameroun), Fac. Sciences, Départ. Sciences de la Terre.

STROOSNIJDER, L. & VAN HEEMST, H.D.J., 1982.– La météorologie du sahel et du terrain d'étude. *In :* PENNING DE VRIES, F.W.T. & DJITEYE, M.A., *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Pays-Bas : 37-51.

THEBE, B., 1987.– *Hydrodynamique de quelques sols du Nord-Cameroun, bassin versant de Mouda. Contribution à l'étude des transferts d'échelle*. Thesis of 3° cycle, Univ. Sciences et Techniques, Montpellier II.

VAN DER MAAREL, E., 1988.– Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. *In :* DURING, H.J., WERGER, M.J.A. & WILLEMS, H.J. (eds.), *Diversity and pattern in plant communities*. SPB Acad. Publish. bv, La Hague : 1-14.

VAN DER MAAREL, E. & SYKES, M.T., 1993.– Small-scale plant species turnover in a limestone grassland : the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Veg. Sci.,* 4 : 179-188.

WALTER, H., 1971.– *Ecology of tropical and sub-tropical vegetation*. Oliver & Boyd eds., Edinburg : 238-298.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Dynamics of annual community and life cycles of annual and woody plants are studied in a Sudano-Sahelian savanna in the northern Cameroon (LETOUZEY, 1985) on a ferruginous soil. This type of soil covers 562 260 ha in the Bénoué basin (BRABANT & GAVAUD, 1985). The station is located at the top of the catena of the Mouda watershed, 30 km south of Maroua, in the Diamaré plain. It is sandy in the upper horizons (down to 35 cm of depth) and sandy clay appears deeper down. Ferruginized gravel is scattered on the surface. Hardpan fragments are present in both horizons. The site is a recent fallow of five years old. The savanna undergoes an annual dry period of six to eight months, despite an average annual rainfall of 800 mm between May and September. Firstly we analysed how rainfall distribution and soil moisture regime influenced the establishment, development and final structure of the annual herbaceous cover during two rainy seasons (1986 and 1987). Secondly, we focused on the phenological rhythms of herbaceous and woody strata in relation to the distribution of soil water availability.

Rainfall data were measured using a rain gauge. Soil moisture content was measured using a neutron humidimeter (SOLO 20) until 80 cm of depth. Because of the imprecise measurements of the neutron probe for the first 20 cm of soil, for this layer additional data were obtained by the gravimetric method. We calculated available soil water for plants, i.e. soil water humidity above -1.6MPa. Relative humidity and temperature data were provided by the nearby meteorological station at Maroua-Agro, representative of the study area. To collect data on the phenology of woody plants, we employed the method of GROUZIS & SICOT (1980). Only the most abundant species were included. For the readings on the annual herbaceous stratum, 35 quadrats (30x30cm) were installed in 1986. Among them, 15 were conserved in 1987, this last number of quadrats being sufficient to take into account 80 % of species (after the charts of GREIG SMITH in MILNER & HUGUES, 1968). According to the method proposed by DURANTON (1978), we monitored the seasonal and inter-annual trends in total cover, floral composition, richness in species, relative cover of each dominant species and phenology of every species. We did monthly readings during the dry season and weekly readings during the rainy season.

Results showed two contrasted rainy seasons. In 1986 the total rainfall was 715 mm, well distributed over the wet season. 1987 was a drier year with 559 mm and with a more irregular distribution of rain events. In the upper layers, ferruginous soil does not buffer the weekly changes of the rainfall, because of its sandy texture. It has a low water holding capacity and a small potential water reserve. The presence of surface iron pan led to a small soil depth that diffused roots of annuals Graminae can exploit (WALTER, 1971 ; SEGHIERI, 1995). Consequently, herbaceous stratum development and life cycle are strongly dependent on rainfall distribution. More particularly, the beginning of the rainy season is crucial for the final pattern of this layer. Irregular distribution, as in 1987, doomed to failure the first seedlings and shortened the growth period of lastly germinated and surviving plants. Thus the maximum cover was low and was reached earlier in 1987 than in 1986.

Combined with a low chemical fertility, the seasonal variation of water availability in the soil leads to a constant number of species, an annual change of species hierarchy, but a contribution of the dominant species being constant (RICE, 1989 ; SEGHIERI *et al.,* 1994). It is a "non-equilibrium coexistence" (VAN DER MAAREL, 1988). This non equilibrium is probably increased by a post-cultural succession of this recent fallow (MITJA, 1990 ; FLORET & PONTANIER, 1993) and by human disturbances (fire, pasture).

From 35 cm of depth layers were clayey with a higher chemical fertility than in the upper layers. During the dry season, these layers held available water. The woody plants, which had access to these resources (SEGHIERI, 1995), through a permanent underground system, showed a wide variety of phenological rhythms. During two years, there was at least one species with leaves, flowers or fruits. Consequently, the woody stratum is more independant of the variability of rainfall distribution than the herbaceous stratum. On ferruginous soil, at the beginning of the rainy season, the woody stratum would be more efficient than the annual plants in the exploitation of soil water because of its perennity and the exploitation of a larger soil surface. That would constitute an additional constraint for the annual stratum and dry out more quickly the upper horizons.

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (2) 1996 : 79-90

COMPOSITION IONIQUE DES EAUX DE PLUIE COLLECTÉES SUR LE MASSIF VOSGIEN DE 1989 À 1991*

Rachid GHANNOUCHI [1] & Jean-Yves SAISON

[1]17 rue de la Tour du Diable, 68100 Mulhouse, France.
Laboratoire de Physico-Chimie de l'atmosphère, Centre de Géochimie de la surface, Strasbourg , France.

SUMMARY
(original scientific paper)

CHEMICAL COMPOSITION OF ATMOSPHERIC PRECIPITATION IN THE VOSGES FROM 1989 TO 1991.
The study presented here is part of the DEFORPA program and deals about the Chemistry of rain water collected weekly during 3 years from 1989 to 1991. The collection network comprises nine rural stations located in the Vosges (Eastern France) and two urban stations (Strasbourg and Colmar). We use sampling techniques allow either avoiding the trapping of dry atmospheric deposits ("wet precipitation only") or to includ them ("bulk precipitation"). The sites were equiped with automatic and standard rain-gauges.
The physico-chemical analysis realized on the rain water for each site and every type of collector revealed in all cases the predominancy of sulphates, nitrates, chloride and ammonium ions representing the main part of the ionic load. The iso-concentration curves allowed us to set up a spatial distribution for each element analyzed and to explain the possible contamination of rain water under different meteorological situations.

KEY WORDS : Acid precipitation - Chemical composition - Vosges mountains - Iso-concentration curves - Meteorology.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'étude présentée ici s'inscrit dans le cadre du programme DEFORPA et porte sur la physico-chimie des eaux de pluie collectées sur le massif vosgien. Un réseau de stations de prélèvement d'échantillons a été mis en place selon des critères établis par des forestiers en vue de suivre l'impact des dépôts atmosphériques sur certains peuplements de la forêt vosgienne.
Ce réseau est formé de dix stations rurales réparties de part et d'autre de la ligne des crêtes et de deux stations urbaines (Strasbourg et Colmar) que nous avons insérées à titre de comparaison par rapport aux stations rurales.
Le système de collecte des eaux de pluie (pluviomètre) qui est basé sur un collecteur totalisateur des précipitations permet d'évaluer les dépôts sur une région et de procéder ainsi à une comparaison inter-régions de leurs caractéristiques physico-chimiques.
Les eaux de pluie interceptées dans les pluviomètres sont récupérées une fois par semaine pendant trois ans (de janvier 1989 à décembre 1991) selon un protocole bien défini. Avec cette façon de procéder, l'ensemble des stations du réseau nous a permis de collecter au total 1182 événements pluvieux.
Sur les échantillons ainsi collectés nous avons mesurés les principaux paramètres physico-chimiques (pH, Conductivité, Cl^-, NO_3^- , $SO_4^=$, Na^+, $NH4^+$, K^+, Ca^{++} et Mg^{++}). Les résultats des analyses ont été soumis à un module de validation pour s'assurer de leur qualité.
La distribution des ions majeurs sur l'ensemble du réseau a révélé dans tous les cas la prédominance des ions $SO_4^=$, Cl^-, NO_3^- et NH_4^+ représentant la majorité de la charge ionique. Le caractère acide le plus marqué a été relevé sur les stations du versant lorrain des Vosges (Ban sur Meurthe, Val d'Ajol et Housseras) où l'on a noté dans 70 % des observations des pH inférieurs à 4,80 soit une acidité deux fois supérieure à celle d'une eau de pluie normale. Les stations urbaines sont caractérisées par des pH moins acides que ceux des stations rurales et ceci malgré des apports plus importants en $SO_4^=$, Cl-, NO_3^- (30 % des observations ayant un pH inférieur à 4,86) à cause notamment de la présence de particules neutralisantes d'origine terrigène.
D'autre part, l'établissement des courbes iso-concentration nous a permis de dresser une cartographie de la distribution spatiale pour chaque élément analysé et d'avancer quelques explications quant à l'origine possible de la pollution des eaux de pluie en tenant compte des différents types de situations météorologiques. La prise en compte de ces situations a fait ressortir une acidification dans la majorité des précipitations qui est d'autant plus marquée pour les pluies véhiculées par des flux d'Est et du Nord-Est.

MOTS CLÉS : Précipitations acides - Composition chimique - Massif vosgien - Courbes iso-concentration - Météorologie.

* Manuscrit reçu le 19 avril 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 22 janvier 1996.

Source : MNHN

INTRODUCTION

L'acidification des eaux des lacs et le dépérissement forestier sont des phénomènes relativement récents dont l'une des causes a été très tôt attribuée à la pollution atmosphérique. Dans le premier cas, ce sont surtout les lacs scandinaves et canadiens qui semblent avoir été les plus touchés par ce phénomène où l'on a incriminé les rejets atmosphériques de dioxyde de soufre et d'oxydes d'azote d'origine anthropogénique provenant principalement de Grande-Bretagne ou du nord-est des États-Unis (OCDE 1977, GRIMARD 1981).

En Europe continentale, c'est plutôt le phénomène du dépérissement des forêts qui a attiré l'attention des spécialistes qui ont constaté depuis les années 1980 l'ampleur des dégâts touchant certaines espèces forestières. Ce phénomène a suscité de nombreuses discussions au cours desquelles on a de prime abord incriminé les rejets de SO_2 et des NO_x d'origine anthropogénique comme seuls responsables de ce dépérissement. De ce fait, ce phénomène a été largement commenté dans la littérature et les publications traitant de ce sujet sont assez abondantes (WHITMORE & FREER-SMITH 1982, KRESS *et al.* 1982, FLÜCKIGER *et al.* 1984, BOUVAREL 1984, VALROFF 1986, BONNEAU & LANDMANN, 1988...).

La vive inquiétude qui régnait au début des années 1980 a incité la plupart des pays européens à mettre en place des réseaux d'observations systématiques des forêts et de mesure des polluants accompagnés de programmes de recherche.

En France a été créé en 1983 le programme DEFORPA (Dépérissement des Forêts attribué à la Pollution Atmosphérique) dans lequel le laboratoire de Physico-Chimie de l'Atmosphère a été impliqué. L'étude que nous présentons ici porte sur les caractéristiques physico-chimiques des eaux de précipitation collectées sur le massif des Vosges à travers une campagne de mesure s'étalant sur trois ans de 1989 à 1991.

MÉTHODES ET PROCÉDURES

LOCALISATION DES STATIONS (voir carte I, TAB. I)

L'implantation du réseau des stations de collecte des précipitations a été conçu selon des critères établis en accord avec le Centre National de Recherches Forestières de l'INRA de Nancy en vue de suivre l'impact des dépôts atmosphériques sur certains peuplements forestiers du massif vosgien. Ce réseau qui couvre une zone d'environ 50 x100 km s'étend au nord depuis la région de Phalsbourg jusqu'à l'extrémité sud du massif vers Thann. Il est formé de huit stations rurales (numérotées de 1 à 8) réparties de part et d'autre de la ligne des crêtes. Tout à fait au nord se trouve la station de La Petite Pierre (**1** : LPP). Le versant alsacien regroupe les localités de Welschbruch (**3** : WEL) et de Sewen (**8** : SEW). Sur le versant lorrain sont localisés les emplacements de la Tour du Donon (**2** : LDT), Housseras (**4** : HOU), Ban sur Meurthe (**5** : BSM), Val d'Ajol (**6** : VAJ) et le Plain du Canon (**7** : PDC).

En plus de ces stations et hors réseau DEFORPA, nous avons choisi quatre autres stations (numérotées de 9 à 13) réparties de la manière suivante :

- Deux sites urbains : Colmar (**9** : COL) et Strasbourg (**10** : STR et **13** : STS).
- Deux sites ruraux : Donon Maison Forestière (**11** : DMF) et Champ du Feu (**12** : CDF).

Ainsi au total nous avons 13 postes de collecte des précipitations réparties sur 12 sites.

SYSTÈME D'ÉCHANTILLONNAGE

Il existe deux systèmes de collecte des précipitations. Le premier, basé sur une collecte séquentielle des pluies selon un pas de temps donné, permet de chiffrer l'importance des dépôts dus au lessivage de l'atmosphère (ce système a fait déjà l'objet d'une étude par notre laboratoire, DEREXEL *et al.,* 1989). Le deuxième système qui est le plus couramment utilisé est basé sur un collecteur totalisateur des précipitations. Il permet d'évaluer les dépôts sur une région et de procéder à une comparaison inter-région de leurs caractéristiques physico-chimiques (BAKER *et al.,* 1981). Nous avons utilisé cette dernière méthode dans notre étude.

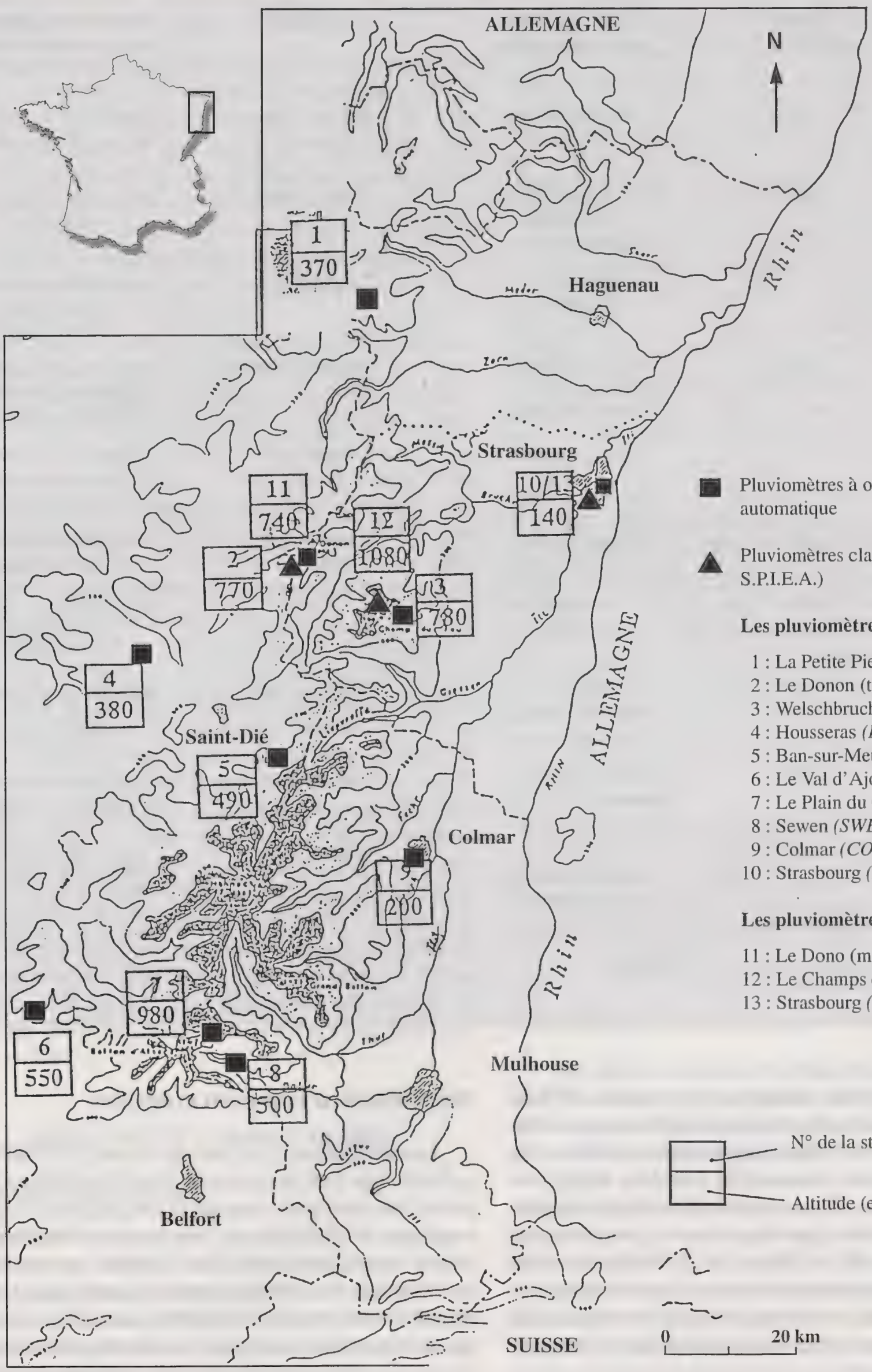
Chacune des stations précitées (à part la **11** : DMF et la **12** : CDF) est équipée d'un pluviomètre à ouverture et fermeture automatique fourni principalement par E.D.F et d'un pluviomètre classique S.P.I.E.A (type Météorologie Nationale). Les deux pluviomètres présentent la même surface de captation soit 400 cm^2.

Le premier est composé d'un cône de réception protégé par un couvercle, lui-même actionné par un moteur électrique, d'une grille faisant office d'interrupteur pour l'alimentation du moteur et d'une résistance chauffante située sous la grille et lui permettant de sécher rapidement. Par temps sec, la grille coupe le circuit d'alimentation du moteur et tient le couvercle fermé. Lorsque les premières gouttes de pluie tombent sur la grille, celle-ci devient conductrice et ferme le circuit alimentant le moteur. Il se met en marche et un dispositif électronique lui permet de faire pivoter le couvercle d'un demi-tour, ouvrant ainsi le pluviomètre. Lorsque la pluie cesse, la grille coupe à nouveau le circuit et l'envoi d'une impulsion électrique provoque la fermeture du couvercle. Ce dispositif permet la collecte d'échantillons en évitant le piégeage des dépôts secs atmosphériques en dehors des périodes pluvieuses.

Source : MNHN

CARTE I.– Localisation des pluviomètres du réseau d'étude.

Localization of rain gauges on the studied network.



Source : MNHN

TABLEAU I.– Les caractéristiques géographiques des différents sites d'implantation des pluviomètres du réseau d'étude.
Geographical characteristics of the differents sites of the rain-gauges implantation.

Nom du site (nord sud)	**Altitude (mètres)**	**Nature du relief (montagne, plaine)**	**Végétation**	**Situation géographique (prox. centres urbains, industries)**
La Petite Pierre (PA)	580	montagne, très peu accidentée	forêts conifères et prairies	30 km de sites urbains et indust. (à l'ouest, au sud)
Le Donon (tour) (PA)*	820	montagne, terrain accidenté essentiellement	forêts conifères	sites urbains ou indust. : 15 km à l'est, 40 km à l'ouest
Le Donon (col) (SPIEA)*	770	montagne, terrain accidenté	forêts conifères	sites urbains ou indust. : 15 km à l'est, 40 km à l'ouest
Le Champ du Feu (SPIEA)*	1069	montagne, terrain accidenté essentiellement et chaumes	forêts conifères	sites urbains ou indus. : 15 km au nord-ouest 15 km au nord-est
Welschbruch (PA)*	770	montagne, terrain accidentés essentiellement	forêts conifères	sites urbains ou indust. : 25 km au nord-ouest 25 km su nord-est
Housseras (PA)*	290	Plaine vallonce peu accidentée	forêts conifères et prairies	sites urbains ou indust. : 20 km au sud-est
Ban/Meurthe (PA)*	470	vallée peu encaissée	prairies essentiellement	sites urbains ou indust. : 11 km au nord 10 km au sud
Le Val d'Ajol (PA)*	550	montagne terrain accidenté et feuillus, quelques prés	forêts conifères	sites urbains ou indust. : 4 km à l'est 25 km au nord
Le Plain du Canon	980	montagne terrain accidenté essentiellement	forêts conifères	sites urbains ou indust. : 10 km au nord-ouest 10 km au nord-est
Sewen (PA)*	500	vallée assez encaissée conifères sur les versants.	prairies, forêts	sites urbains ou indust. : et 15 km à l'est

* PA : pluviomètre à ouverture-fermeture automatique
SPIEA : pluviomètre simple de type S.P.I.E.A

Le second type de collecteur (pluviomètre SPIEA) sert à la détermination des hauteurs totales de précipitations de la semaine. N'étant pas couvert en dehors des événements pluvieux, il accumule à la fois dépôts humides et dépôts secs. Nous avons aussi analysé les eaux échantillonnées par ce type de collecteur provenant des stations **11** : DMF, **12** : CDF et **13** : STS afin de suivre sur les sites correspondants d'une part les retombées atmosphériques totales et d'autre part, pour Strasbourg, les effets des rejets atmosphériques urbains sur la composition des précipitations.

FRÉQUENCES D'ÉCHANTILLONNAGE

Les événements pluvieux du réseau DEFORPA sont collectés une fois par semaine (tous les mardis) par les gardes forestiers puis congelés et chaque mois les services concernés de l'I.N.R.A. de Nancy nous acheminent l'ensemble des échantillons. Pour le réseau que nous avons mis en place, nous nous sommes occupés nous-même de la collecte en respectant le même protocole. Avec cette façon de procéder, les treize stations du réseau nous ont permis de collecter au total 1182 événements pluvieux

Source : MNHN

pour une durée d'exploitation de trois ans (de janvier 1989 à décembre 1991) sauf celle de Strasbourg qui a été mise en service en janvier 1991.

DÉTERMINATIONS PHYSICO-CHIMIQUES

Sur les échantillons ainsi collectés, nous avons déterminé les principaux paramètres physico-chimiques. Le pH est mesuré à l'aide d'une électrode combinée Ingold régulièrement calibrée. Dès la réception des échantillons au laboratoire ceci afin d'éviter les perturbations chimiques occasionnées par un stockage prolongé. Une cellule conductimétrique (Tacussel) équipée d'une compensation de température permet la détermination de la conductivité à 20°C à partir de laquelle nous avons estimé la minéralisation globale des eaux de pluies.

Après filtration sur filtre Millipore de 0,2 µm de porosité, les anions et cations majeurs (Cl^-, NO_3^-, $SO_4^=$, Na^+, NH_4^+, K^+, Ca^{2+} et Mg^{2+}) ont été analysés par chromatographie ionique (CI) en utilisant un appareil de marque Wescan 213 A équipé d'un détecteur conductimétrique. Des analyses comparatives effectuées en utilisant la technique d'absorption atomique (AA) ont démontré dans la plupart des cas une surestimation des résultats obtenus par CI notamment en ce qui concerne les cations divalents. Nous avons donc eu recours à la technique d'absorption atomique pour la détermination de Na^+, K^+, Ca^{2+} et Mg^{2+} à partir de juin 1990 lorsque le laboratoire a été équipé de cet appareil.

Des étalons certifiés d'eaux de pluie synthétiques fournis par le Ministère Canadien de l'Environnement ont été régulièrement insérés dans notre chaîne analytique. Ceci nous a permis de procéder à une intercalibration de nos courbes d'étalonnage et d'effectuer éventuellement des corrections. D'un autre côté, tous les résultats obtenus au laboratoire ont été soumis à un module de validation en ayant recours aux écarts ioniques et conductimétriques caractéristiques de chaque échantillon. Cette démarche nous a permis d'une part de contrôler plusieurs aspects du processus analytique et d'autre part d'écarter les échantillons qui ne répondaient pas aux critères fixés. Ainsi, sur l'ensemble des échantillons soumis à l'analyse, 281 n'ont pas été validés.

RÉSULTATS ET COMMENTAIRES

pH DES PRÉCIPITATIONS

Les mesures de pH de l'ensemble des échantillons est résumée sur la figure 1 qui représente, pour chaque station, les spectres de distributions des fréquences cumulées de pH pour la totalité de la période d'étude. L'étude de ces spectres fait ressortir trois groupes de stations très distinctes.

Le premier groupe est représenté par les huit stations rurales (numérotées de 1 à 8) dont les valeurs médianes varient dans l'intervalle de pH compris entre 4,50 et 4,80 (FIG. 1). En examinant de plus près les spectres de pH au sein de ce groupe, on a pu procéder à une classification des stations selon leur degré d'acidité. Ainsi, les sites les plus marqués par un caractère acide sont ceux de Ban sur Meurthe, du Val d'Ajol et de Housseras se trouvant sur le versant lorrain et où l'on a relevé dans 70 % des cas des valeurs de pH inférieures à 4,80. En comparant cette valeur avec celle d'une eau de pluie non contaminée (eau distillée en équilibre avec le CO_2 atmosphérique de pH = 5,60), le rapport des activités des ions H+ pluie polluée/pluie non polluée est de 6,3, soit une acidité deux fois supérieure à celle d'une pluie "normale". Il est à remarquer qu'au sein de ce groupe, la station de la Petite Pierre se démarque des autres par une distribution discontinue des pH. La courbe correspondant à ce site présente un palier situé entre 5,3 et 5,6, indiquant que l'on ne rencontre pas de précipitations se situant dans cet intervalle. Ce site montre un caractère acide dans 70 % des cas avec un pH inférieur à 5,30 et un caractère "basique" pour 30 % des observations avec un pH supérieur à 5,60. Des mesures effectuées de 1977 à 1983 sur la station de Phalsbourg, très proche de la Petite Pierre, ont révélé un caractère nettement plus acide avec un pH compris entre 4,0 et 4,9 pour 70 % des observations (ZEPHORIS, 1984).

Le deuxième groupe de stations est représenté par les deux emplacements urbains à prélèvement automatique de Colmar (COL) et Strasbourg (STR) et par les stations urbaine et rurale à prélèvement classique (Strasbourg STS et DMF). Ces localités sont caractérisées par une acidité moins marquée que celle du premier groupe puisque les valeurs médianes sont comprises entre 5,0 et 5,6.

Enfin le troisième groupe est représenté par la station à prélèvement classique du Champ du Feu (altitude 1070 m) qui se distingue de toutes les autres par une forte proportion de pH "basique" (58 % des observations ont un pH supérieur à 5,60).

CALCUL DES CONCENTRATIONS MOYENNES

Ce calcul a concerné les échantillons qui ont satisfait aux procédures de validation (soit 901 échantillons). Ainsi, chaque échantillon est caractérisé par 10 paramètres physico-chimiques (concentration de 9 ions et conductivité). Ceci a conduit à un nombre de valeurs trop important pour pouvoir les analyser événement par événement. Nous avons donc eu recours à une méthode statistique permettant de traiter en une seule fois l'ensemble des données d'un site. Ces analyses statistiques ont été réalisées à partir des valeurs des concentrations exprimées en microéquivalent par litre (µeq/l). Elles se caractérisent dans la plupart des cas par une grande dispersion (écarts types atteignant

Source : MNHN

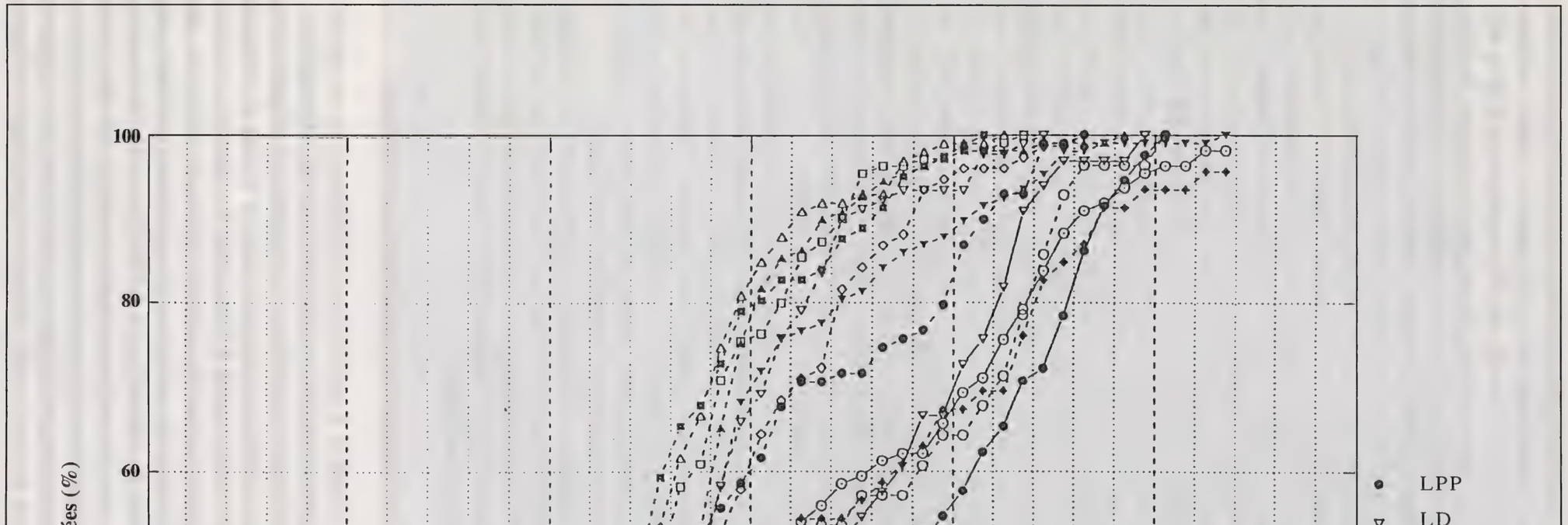


Fig. 1.– Courbes des fréquences cumulées du pH sur l'ensemble du réseau pour la totalité de la période.

Curves of cumulated pH frequencies on the network for the whole period.

Source : MNHN

TABLEAU II.– Concentrations moyennes pondérées par les hauteurs de précipitations (en µeq/l) par station pour la période totale de mesure (1989-1991). Les hauteurs de précipitations considérées pour le total correspondant aux événements pluvieux retenus après contrôle de la balance ionique et de la conductivité.

Mean weighted concentrations by height precipitations (in µeq/l) for the whole period. The heights of precipitation considered are those of rainy events kept after ionic balance and conductivity control.

Nom de la station	Cl-	NO_3^-	$SO_4^=$	Na^+	NH_4^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	H	Hauteur précipit. tot. (mm)
La Petite Pierre	43,7	39,7	64,1	32,8	53,9	18,3	40,0	13,7	23,6	1699
Le Donon (Tour)	60,4	62,8	81,3	56,7	30,2	8,9	12,7	6,7	24,3	2327
Welschbrue	49,1	43,2	59,8	29,1	56,3	11,5	26,5	10,5	31,7	1815
Housseras	51,5	38,6	56,8	30,2	52,8	13,4	24,2	10,5	52,7	1685
Ban/Meurth	50,8	39,0	42.3	28,9	28,4	7,5	16,1	6,2	48,7	1738
Val d'Ajol	36,9	32,4	56,6	25,0	55,5	11,3	22,1	9,4	31,3	2896
Le Plain du Canon	31,9	25,5	40,7	29,3	28,2	10,7	16,2	7,0	24,8	3932
Sewen	105,7	41,2	52,1	27,5	44,1	9,2	27,5	26.3	21,6	3942
Colmar	89,5	60,2	111,9	60,2	88,7	46,7	160,3	19,8	19,8	657
Strasb Auto	31,2	55,4	83,4	18,5	53,2	12,8	57,1	13,0	13,0	337
Le Donon (mais. for.)	49,3	61,4	66,1	45,9	81,7	32,8	34,6	12,2	26,8	2181
Champ du Feu	59,7	42,4	75,8	60,0	50,9	21,0	35,0	9,1	12,1	2538
Stras SPIEA	38,3	45,5	75,3	22,7	71,0	26,6	50,0	11,3	11,3	352

parfois trois fois la moyenne) dues notamment au paramètre "hauteur des précipitations" qui accuse de fortes variations (domaine 0,1 mm à 100 mm). Dans ce cas, le recours à une "standardisation" des données en pondérant ces moyennes par les hauteurs de précipitation permet d'avoir une idée beaucoup plus représentative des principales caractéristiques physico-chimiques des eaux de pluies et de procéder par la suite aux calculs des dépôts (concentration par unité de surface et unité de temps). Les valeurs moyennes pondérées sur la totalité de la période de mesure pour les différents paramètres physico-chimiques ont été calculées selon la formule suivante :

$$C_i = \Sigma C_{i,j} \cdot P_j / \Sigma P_j$$

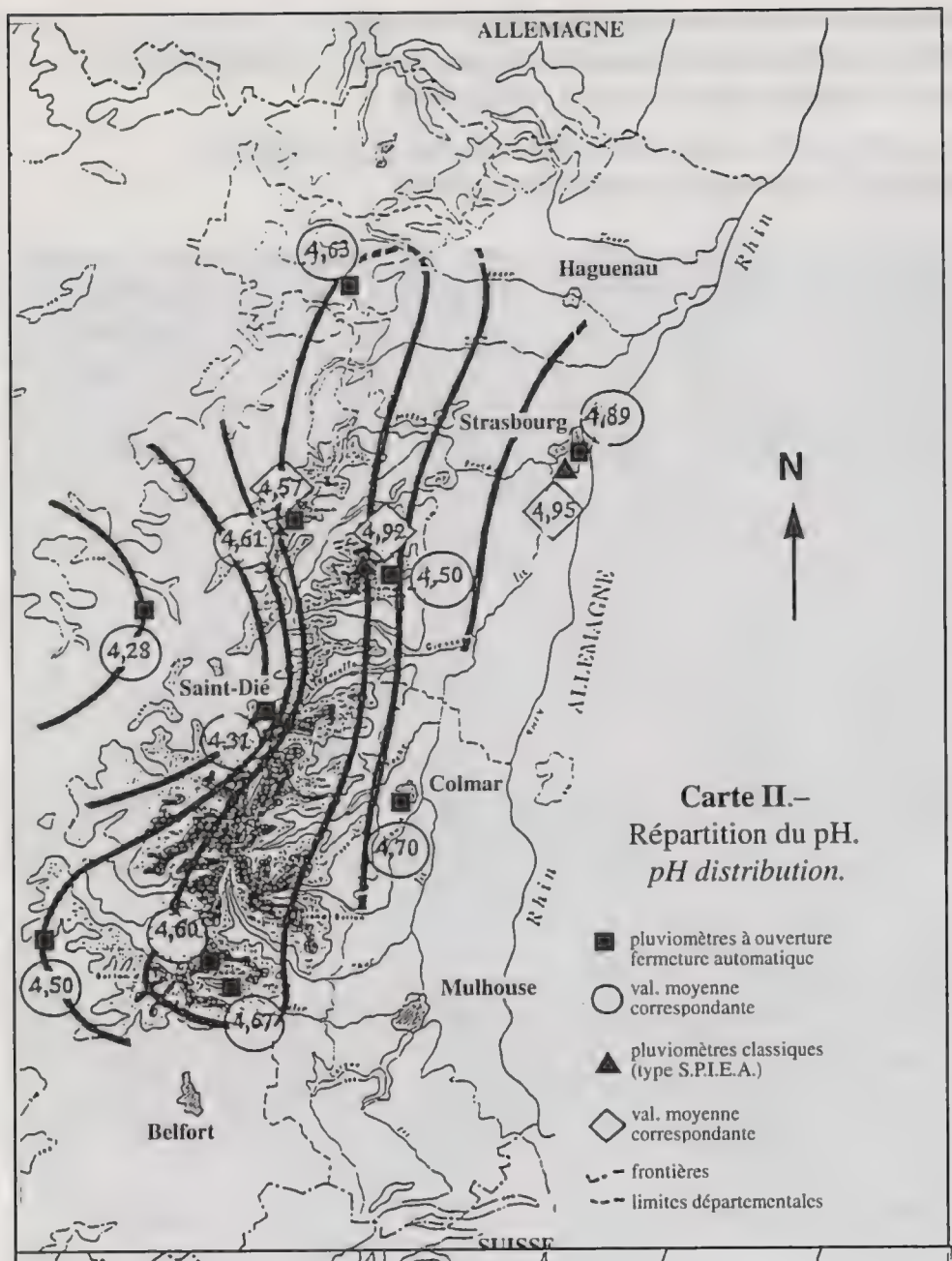
où Ci, j représente la concentration de l'espèce i correspondant à la précipitation hebdomadaire Pj et sont répertoriées dans le tableau II.

COURBES ISO-CONCENTRATIONS

Ces moyennes nous ont permis de dresser une cartographie de la distribution spatiale relative pour chaque élément analysé (cartes II à X). Cette démarche n'est pas aisée en raison du nombre restreint de stations par rapport à la superficie du secteur géographique d'étude. Elle constitue cependant une approche qui permet d'avoir une idée comparative de la répartition des différents éléments. D'autre part, les concentrations relatives aux stations 11 : DMF, 12 : CDF et 13 : STS qui sont pourvues d'un système différent de collecte ont été également porté sur ces cartes à titre indicatif sans participer réellement à l'établissement des courbes iso-concentration.

Au vu de ces cartes d'iso-concentration, il est possible de faire un certain nombre d'observations. Les cartes peuvent se diviser en trois groupes. Le premier groupe comprend l'ion hydronium et l'ion ammonium (cartes 2 et 7). Les courbes sont orientées nord-sud en faisant le tour de la chaîne principale. La variation linéaire des concentrations en fonction de l'altitude des stations permet de confondre les courbes d'iso-concentrations avec les courbes de niveaux. La carte de l'acidité indique un apport venant de la région d'Épinal. Les deux sites urbains de Colmar et Strasbourg sont en retrait par rapport aux sites vosgiens à cause probablement de la présence de substances neutralisantes d'origine terrigène.

Source : MNHN

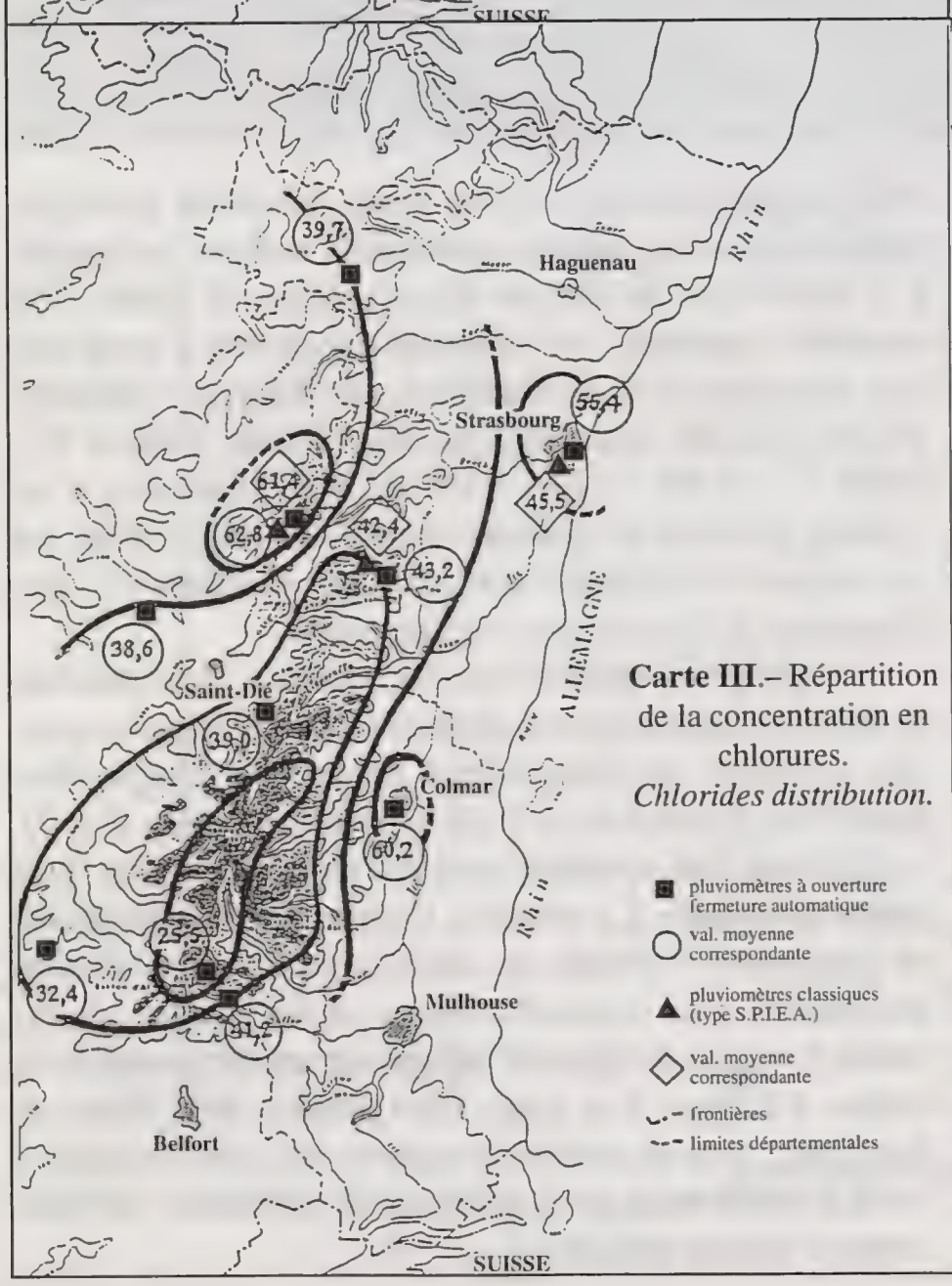


Carte II.– Répartition du pH.
pH distribution.

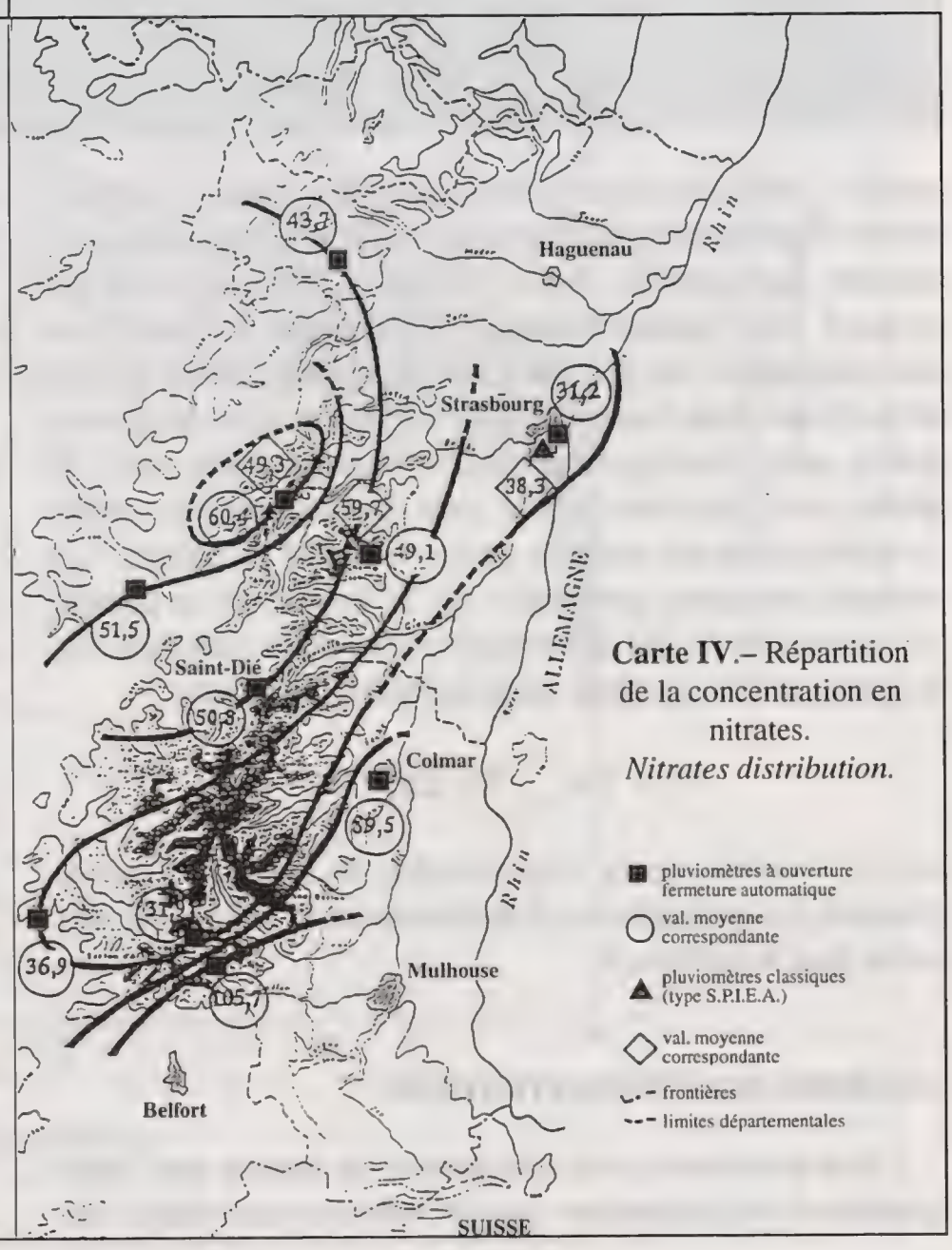
Le deuxième groupe a une physionomie différente. Les courbes sont départagées en deux lots différents ; la région du nord-ouest et la chaîne du sud. Elles concernent les anions d'origine anthropogénique que sont les chlorures, les nitrates et les sulfates. Au nord ouest, le Donon présente un maximum marquant ainsi l'origine des masses pluvieuses (*cf.* cartes 3, 4 et 5). Les courbes s'enroulent autour de ce sommet et vont en s'étirant au nord et à l'ouest vers la Lorraine, centre d'émission principal. Le réseau du sud montre des taux élevés au pied des Vosges allant en diminuant vers le centre du massif.

La sixième carte représentant les teneurs en sodium montre peu de variation d'un site à l'autre sauf pour le Donon et Colmar. Les courbes d'iso-concentration vont avoir un écart très faible entre elles. Le caractère lointain de cette pollution nivelle le massif et atténue fortement les effets d'altitude et d'orientation des vallées.

Enfin, le dernier groupe comprend celles dont les courbes d'iso-concentrations enveloppent l'ensemble du massif vosgien en suivant le relief (*cf.* cartes 8, 9, 10). Ce sont celles correspondant au calcium, au magnésium et au potassium. Elles s'étirent le long de la ligne des crêtes. Les concentrations vont en diminuant au fur et à mesure que l'on pénètre à l'intérieur du massif alors que les maxima s'observent dans la plaine alsacienne. Ces cartes montrent bien la pollution d'origine terrigène

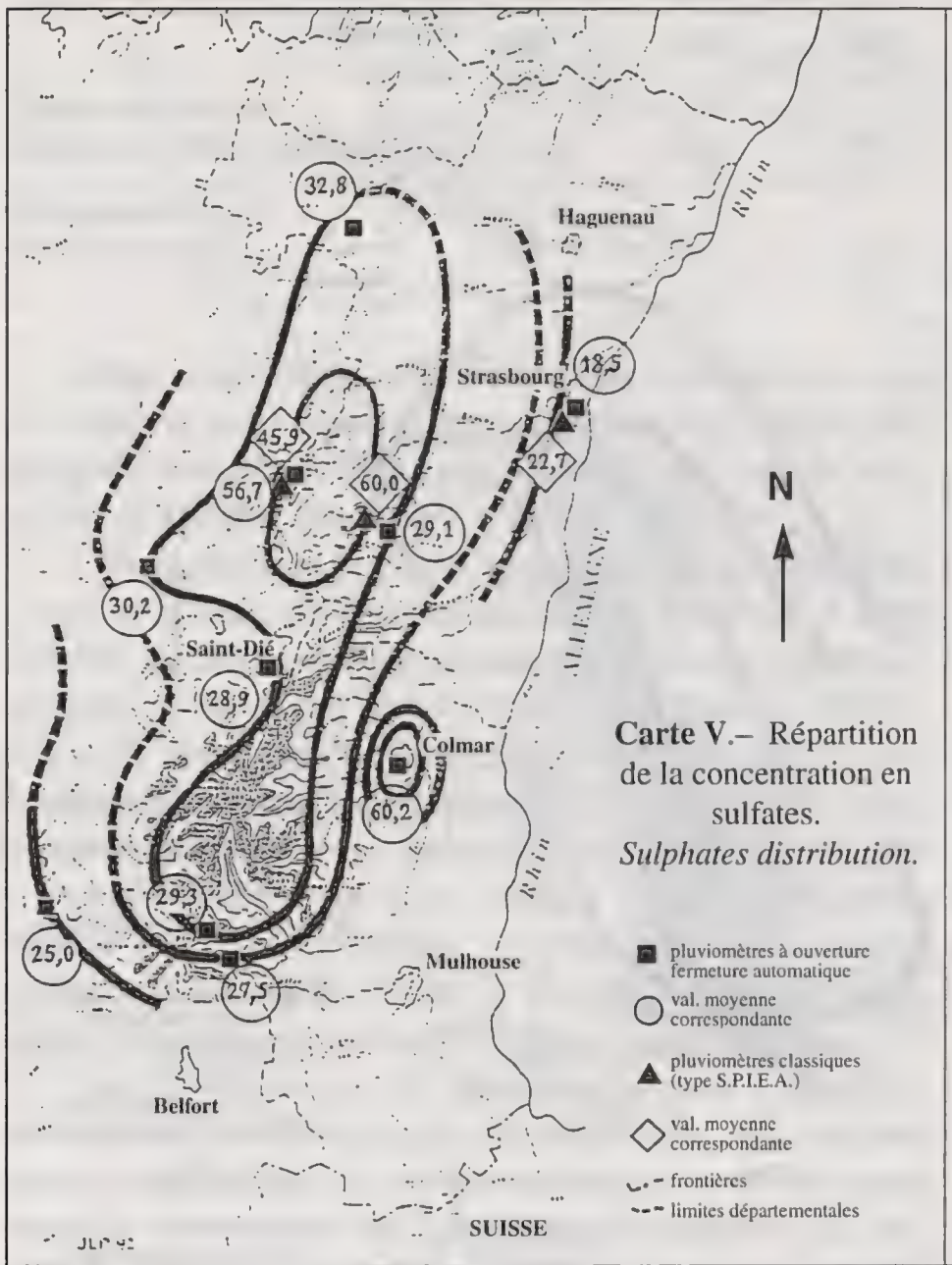


Carte III.– Répartition de la concentration en chlorures.
Chlorides distribution.

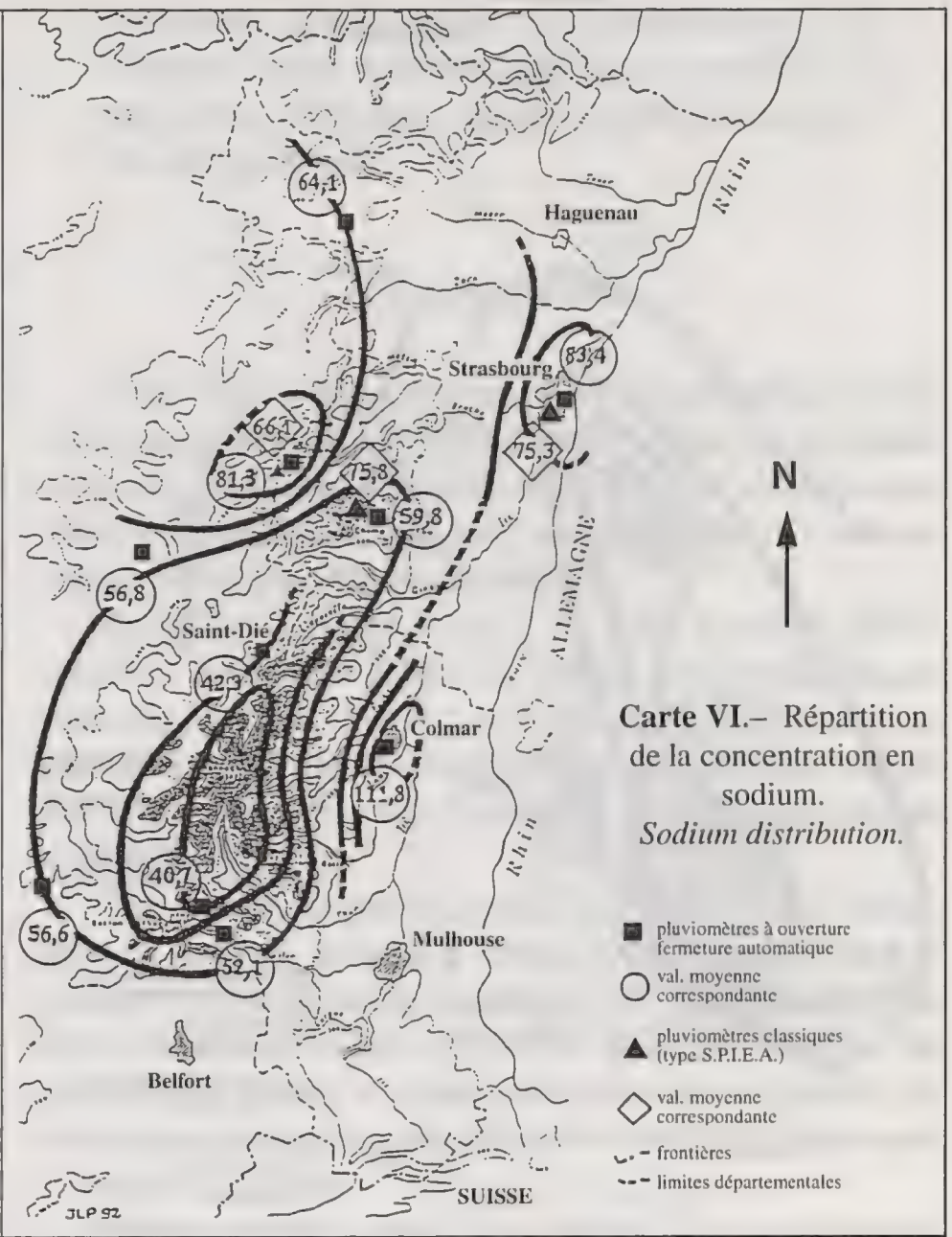


Carte IV.– Répartition de la concentration en nitrates.
Nitrates distribution.

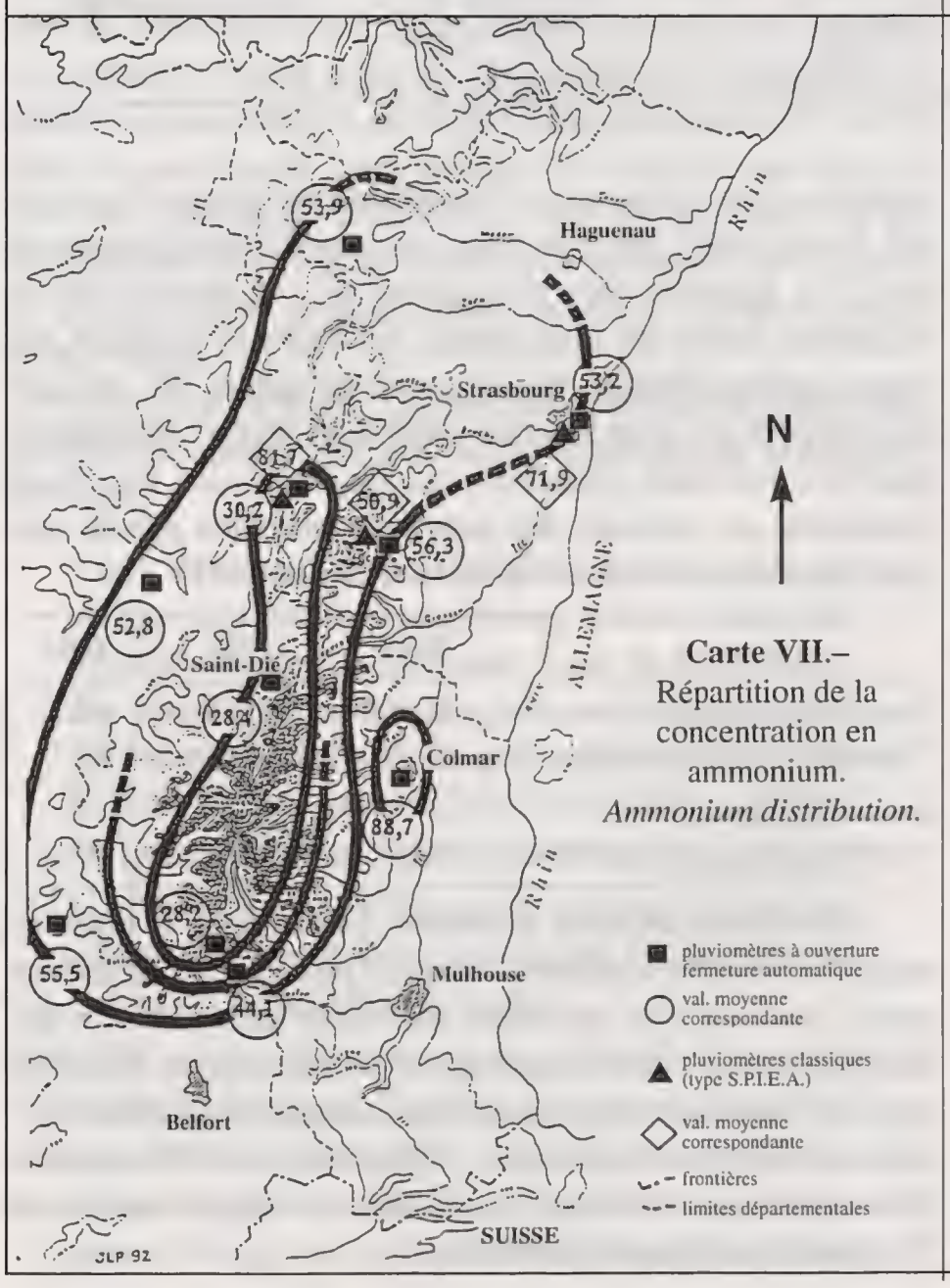
Source : MNHN



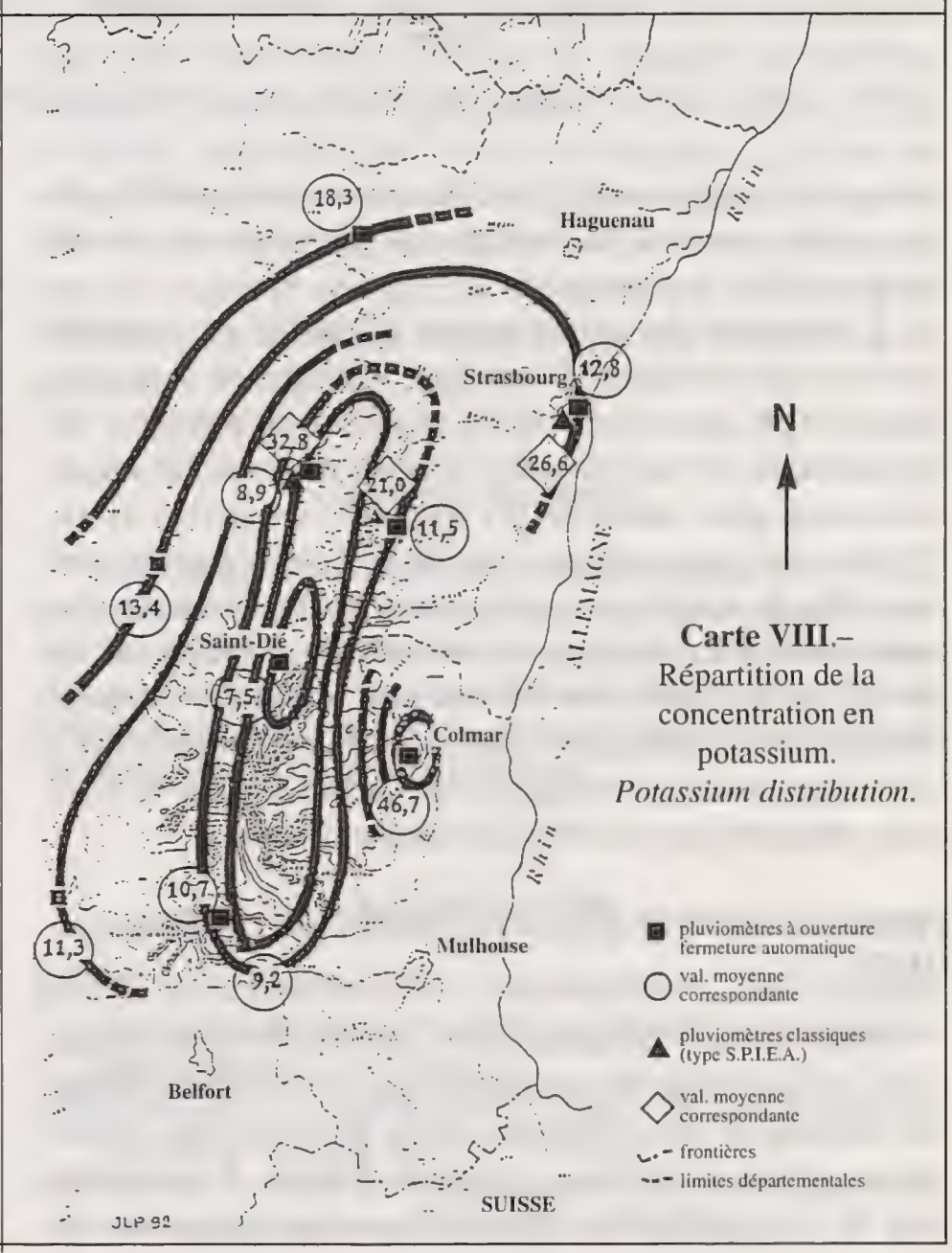
Carte V.– Répartition de la concentration en sulfates.
Sulphates distribution.



Carte VI.– Répartition de la concentration en sodium.
Sodium distribution.

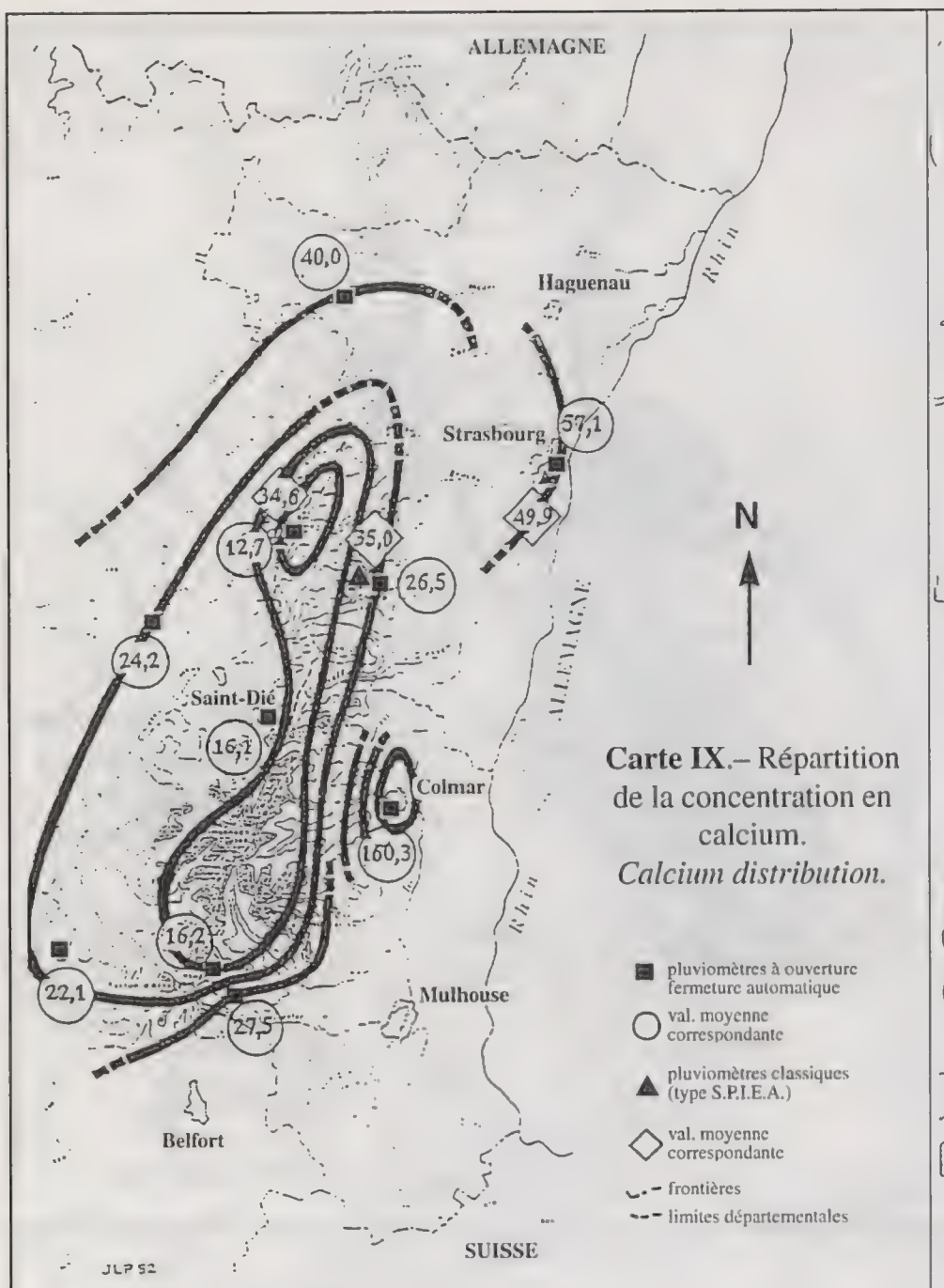


Carte VII.– Répartition de la concentration en ammonium.
Ammonium distribution.

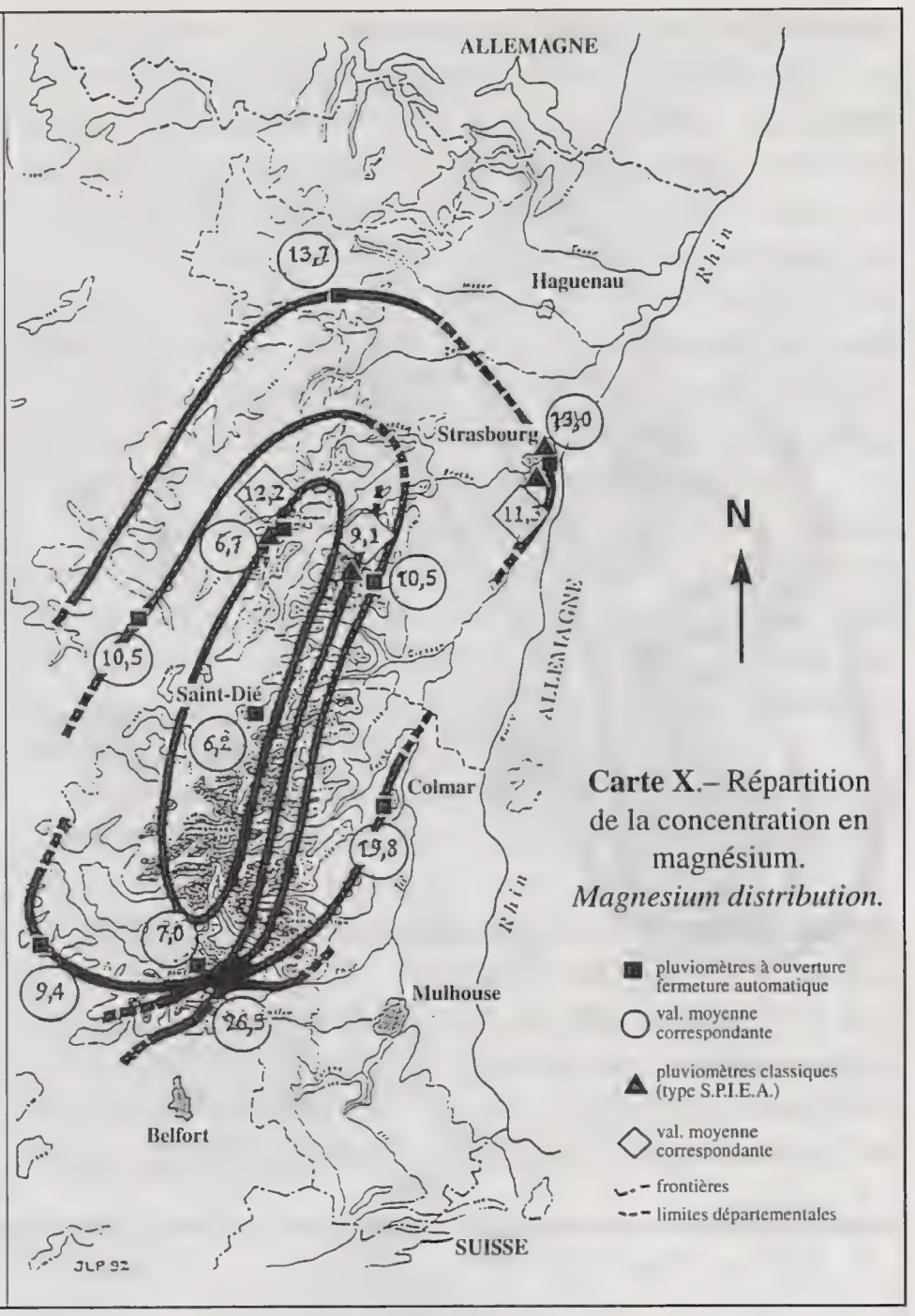


Carte VIII.– Répartition de la concentration en potassium.
Potassium distribution.

Source : MNHN



Carte IX.– Répartition de la concentration en calcium.
Calcium distribution.



Carte X.– Répartition de la concentration en magnésium.
Magnesium distribution.

venant de la région agricole. Elle a un caractère diffus du fait qu'elle ne tient pas compte des divisions du massif par les vallées transversales.

L'ensemble des cartes permet de mettre en évidence plusieurs observations. D'une part, Colmar est sous l'influence d'un microclimat qui a un effet concentrateur sur les polluants. Ce site présente souvent des concentrations beaucoup plus importantes que sur les autres sites. D'autre part, nous pouvons mettre en évidence un important effet de relief qui tient compte de l'orientation des chaînes et de la découpe du massif. La présence de ce massif sur une direction méridionale induit des caractéristiques météorologiques locales du fait qu'il présente à la fois un couloir de passage pour les flux venant du nord et un obstacle pour les flux dominants d'ouest.

PRISE EN COMPTE DES SITUATIONS MÉTÉOROLOGIQUES

Pour suivre l'influence de la provenance des masses d'air sur la chimie des précipitations, il faudra déterminer les fréquences des différents types de situations synoptiques qui ont caractérisés la période d'étude. Pour chaque jour de cette période, correspond un type particulier de situation. Les fréquences d'apparition de chaque type ont été déterminée, sur une base mensuelle conjointement avec les hauteurs des précipitations ; Il ressort qu'en moyenne, durant les trois années, les types perturbés et les types anticycloniques étaient aussi fréquents les uns que les autres avec pour l'année 1990 une légère dominance pour les systèmes perturbés qui explique une moyenne mensuelle de hauteurs des précipitations plus élevée que pour les autres années (voir tableau ci-dessous) :

	1989	1990	1991
Types perturbés (%)	50,07	53,86	51,22
Types anticycloniques (%)	49,93	46,14	48,78
Hauteurs précipitées (moyenne mensuelle en mm)	85,8	105,4	85,3

Nous nous sommes intéressés par la suite à détecter parmi les systèmes perturbés lesquels provenaient du secteur ouest, nord-ouest et sud-ouest véhiculant généralement des pluies "propres" et ceux provenant du Nord et du Nord-Est dont les pluies sont souvent citées comme étant très chargées en polluants (COLIN *et al.,* 1986, DEREXEL 1991). Le tableau ci-dessous résume l'implication de chaque secteur de flux pour les régimes perturbés :

Source : MNHN

	1989	1990	1991
Types perturbés (%) ouest, nord-ouest et sud-ouest	41,3	43,6	37,3
Types perturbés (%) nord et nord-est	7,0	10,3	14,0

Après avoir établi cette distinction entre chaque type de situation, nous nous sommes alors attachés à établir les relations pouvant exister entre l'origine des masses nuageuses et l'acidité dosée dans les eaux collectées.

Connaissant les hauteurs des précipitations hebdomadaires de chaque station ainsi que le flux dominant, il a été possible de déterminer les pourcentages des précipitations annuelles propres par chaque secteur de flux. La répartition sur l'ensemble du réseau confirme le fait que se sont les flux d'ouest qui apportent au sol les grandes quantités d'eau (entre et 73 % des précipitations annuelles). Si l'on s'intéresse maintenant à la quantité d'acide associée à chaque type de circulation, il faudra tenir compte des concentrations de H_3O^+ sur la base d'une moyenne annuelle pondérée par les hauteurs des précipitations.

Ces moyennes ont été déterminées pour l'ensemble des stations du réseau et par secteur de flux. En confrontant les répartitions de ces concentrations avec les pourcentages des hauteurs des précipitations annuelles par secteur de flux, nous avons pu établir d'une part que les circulations d'ouest sont les plus faiblement chargées en acidité (concentration en H_3O^+ comprise entre 17 et 33 eq/l) et que d'autre part, et dans la majorité des cas, ce sont les circulations d'est et du nord-est apportant au sol des quantités d'eau plus faibles qui détiennent les records de concentration (concentration en H_3O^+ comprise entre 50 et 90 eq/l).

Cette variation de l'acidité observée en fonction des circulations atmosphériques peut s'expliquer de la manière suivante :

- Les développements nuageux d'ouest ont une origine essentiellement marine. Ils sont donc faiblement chargés en polluant. Lors de la traversée des zones territoriales, ces masses nuageuses sont faiblement rechargées en polluants car l'ouest de la France n'est pas considéré comme une région de forte concentration industrielle. D'autre part, ces flux d'ouest, du fait qu'ils génèrent de grosses quantités d'eau peuvent engendrer un effet de dilution des principaux polluants.
- Par contre, les flux du nord-ouest, d'est, du nord-est ainsi que ceux du secteur sud sont les plus chargés puisque le trajet des masses nuageuses est plus continental d'une part et d'autre part le temps de séjour des polluants est plus important. Généralement, ces précipitations surviennent après des blocages anticycloniques ce qui permet d'assurer une plus grande accumulation des polluants.

CONCLUSION

Cette étude nous a permis d'apporter une réflexion générale sur le niveau de la pollution véhiculée par les pluies durant les trois années d'étude et d'avoir une situation réaliste sur la distribution des ions majeurs sur les dix stations rurales et les deux stations urbaines.

Parmi les stations rurales, les plus touchées par le caractère acide sont celles du versant lorrain des Vosges (Ban sur Meurthe, Val d'Ajol et Housseras) où l'on a relevé dans 70 % des observations des pH inférieurs à 4,80 soit une acidité deux fois supérieure à celle d'une eau de pluie normale.

Les stations urbaines, malgré des apports plus importants en sulfates, nitrates et chlorures d'origine anthropogénique sont caractérisées par des pH moins acides que ceux des stations rurales (30 % des observations ayant un pH inférieur à 4,86) à cause notamment de la présence de substances neutralisantes (probablement des carbonates d'origine terrigène).

D'autre part le recours aux courbes iso-concentrations par type d'ion nous a permis de dégager un certains nombre d'observations intéressantes en fonction de l'effet de relief engendré par le massif vosgien. La prise en compte des situations météorologiques qui ont caractérisées la période d'étude a fait ressortir une acidification dans la majorité des précipitations qui est d'autant plus marquée pour les pluies véhiculées par des flux d'est et du nord-est.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient chaleureusement Électricité de France qui a financé cette étude. Sont également remerciés les gardes forestiers des différents sites, les militaires de la base d'Entzheim détachés au Champ du Feu ainsi que Messieurs SCHENK de l'INRA de Colmar et NOURISSON de l'INRA de Nancy qui se sont occupés du ramassage hebdomadaire des échantillons.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, M.B., CANIPAROLI, D., HARISSON, H., 1981.– An analysis of the first year of MAP3s rain chemistry measurements. Atmos. ENVIRON., 15 : 43-55.

BONNEAU, M. & LANDMANN, G., 1988.– De quoi la forêt est-elle malade. *La Recherche,* 19 : 1544-1553.

BOUVAREL, P., 1984.– Le dépérissement des forêts françaises attribué aux dépôts acides. *Poll. Atmos.,* 103 : 156-158.

Source : MNHN

COLIN, J.L., JAFFREZO, J.L., LESCOAT, V., RENARD, D. & PINARD, J., 1987.– Acidity measurments of snowfalls collected over the Vosges in relation to air mass trajectories, in Physico-chemical behaviour of atmospheic pollutants, Reidel Publishing Company, Dordrecht.

DEREXEL, PH., MASNIERE, M.P. & MIRABEL, PH., 1989.– Étude des précipitations collectées par un pluviomètre à fractionnement séquentiel implanté dans le massif vosgien. *Poll. Atmos.*, 124 : 413-418.

FLÜCKIGER, W., FLÜCKIGER-KELLER, H., & BRAUN, S., 1984.– Untersuschunger über waldschäden in der Nordwestsdiweig. Journal forestier suisse, 135, 5 : 332-440.

GRIMARD, Y., 1981.– Contribution à l'étude de la vulnérabilité des eaux lacustres québécoises face à l'acidification des précipitations, Ministère de l'environnement, Québec, 38 pp.

KRESS, L.W., SKELLY, J.M. & HINRELMANN, K.H., 1982.– Growth impact of O_3, NO_2 and/or SO_2 on Pinus taeda. Environ. *Monotoring and Assessement.*, 1 : 229-239.

OCDE : Rapport final de l'étude de l'OCDE, 1977.– Transport des polluants atmosphériques à grande distance. *Poll. Atmos.*, 76 : 355-366.

VALROFF, J., 1986.– *Pollution atmosphérique et pluies acides.* Documentation française. Paris.

WHITMORE, M.E. & FREER-SMITH, P.H., 1982.– Growth effect of SO_2 and/or NO_2 on woody plant and grasses during spring and summer. *Nature,* 300 : 55-57.

ZEPHORIS, M., 1984.– Pluies acides en France. *Poll. Atmos.*, 103 : 159-165.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

This study is a contribution to the DEFORPA programme and deals with the physico-chemical characteristics of rainwater collected in the Vosges mountain range, France. A network of rainwater collecting stations was set up, on criteria fixed by forestry agents, in order to monitor the impact of atmospheric deposits on some forest communities in the area.

This network includes ten rural stations distributed on either side of the range's main ridge, and two urban stations (Strasbourg and Colmar) for comparison purposes.

The water collecting system (rain gauge) was connected to a central collector which allowed the deposits to be monitored over a whole region and permitted inter-region comparisons of their physico-chemical characteristics.

The contents of the rain gauges were collected every week over three years (from january 1989 to december 1991) according to a strict protocol. This method enabled us to collect a total of 1182 rainfall events.

We then determined the main physico-chemical parameters of these rainwater samples (pH, conductivity, Cl-, NO_3^-, $SO_4^=$, Na^+, NH_4^+, K^+, Ca^{++} et Mg^{++}). The analysis results were subsequently checked for reliability by means of a validation module.

The distribution of all the main ions over the entire network surveyed revealed the predominance of SO_4^-, Cl-, NO_3 and NH_4^+ ions, which represented the greatest part of the ionic charge. Low pH characteristics were most marked on the Lorraine side of the Vosges range (Ban sur Meurthe, Val d'Ajol and Housseras), where 70 % of the observations revealed pH measurements inferior to 4.80, i.e. twice as acid as normal rainwater. The urban stations displayed higher pH measurements than the rural stations, and this in spite of higher SO_4^-, Cl- and NO_3^- deposits (30 % of the observations with a pH inferior to 4.86), partly due to the presence of neutralizing particles of terrigenous origin.

On the other hand, the establishment of iso-concentration curves allowed us to map the spatial distribution of each analysed element and to suggest some possible explanations regarding the causes of rainwater pollution, which took into account the various meteorological conditions. This procedure showed that the overall trend is towards an acidification of precipitations, especially noticeable in rains driven by east and north-east air flows.

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (2) 1996 : 91-102

ÉVALUATION DE LA DÉNITRIFICATION DANS LE LIT MINEUR DE L'ADOUR*

René-Claude BRUNET[1]

CNRS, Centre d'Écologie des Systèmes Fluviaux, 29 rue J. Marvig, F-31055 Toulouse cedex.
[1]Adresse actuelle : I.U.F.M. d' Aquitaine, Site des Landes, 335 rue Saint-Pierre, F-40000 Mont-de-Marsan.

SUMMARY
(original scientific paper)

IMPORTANCE OF THE DENITRIFICATION IN THE MEAN WATER CHANNEL OF THE ADOUR RIVER IN SOUTH WEST FRANCE.
The loss of nitrogen by denitrification in the mean water channel of the Adour river in South West France has been correlated with the flux of nitrogen containing minerals within a zone covering the lower part of the river.
This flux varies throughout the year declining by 30 % at times of low water. The decrease has been attributed to processes involving assimilation by organisms together with biochemical denitrification. This latter mechanism is found to be of little importance in winter (40 +/- 6 kg/day) representing only 0,14 % of the entering flux. Furthermore the extent of the denitrification mechanism varies considerably in the zone investigated, depending upon the granulometric nature of the sediments in the river bed.
In summer the nitrogen loss by denitrification has been estimated at 4,9 % of the entering flux. During the 1991-1992 hydrological cycle the total flux of nitrogen is calculated to be 10 284 tonnes of which the loss by denitrification of this flux is estimated to be 0,65 %.

KEY WORDS : Denitrification - Nitrogen - Adour river - Fluxes - Sediments - Barthes.

RÉSUMÉ
(article original)

La perte d'azote par dénitrification dans le lit mineur de l'Adour a été évaluée et mise en corrélation avec les flux d'azote minéral passant dans cette zone d'étude (amont-aval) située dans le Bas-Adour. Ce flux varie tout au long de l'année, il diminue de 30 % environ au moment des étiages, cette perte pourrait être la conséquence d'une assimilation par des organismes ou d'un processus de dénitrification. Ce dernier mécanisme est très limité en hiver sur l'ensemble du lit mineur (19 +/- 6,02 kg/j de N_2) et représente 0,14 % de la valeur du flux entrant. Ce processus varie considérablement au sein de la zone d'étude car il dépend de la nature granulométrique des sédiments tapissant le fond du lit mineur de l'Adour.
En été, cette perte est estimée à 4,9 % du flux entrant. Sur une année hydrologique, alors que le flux total d'azote est de 10 284 tonnes, la perte par dénitrification équivaut à 0,65 % de ce flux.

MOTS CLÉS : Dénitrification - Azote - Adour - Flux - Sédiments - Barthes.

INTRODUCTION

Le développement de différents secteurs économiques liés à l'eau a entraîné depuis de nombreuses années une dégradation de la qualité de celle-ci. Dans le département des Landes, on a pu enregistrer une augmentation importante des concentrations en azote dans l'Adour puisque ces dernières ont été multipliées par 6 depuis 1971 (Agence de l'eau Adour-Garonne). Dans la perspective d'une amélioration de l'agriculture intensive liée à la production de maïs, une fertilisation azotée est aujourd'hui largement pratiquée. De plus, l'élevage a été fortement développé dans ce département, particulièrement celui des palmipèdes (canards, oies). En 1984, on comptait 3 400 000 têtes ; en 1989, on en recensait plus de 6 000 000 (expérimentations nitrates et environnement) chambre d'Agriculture des Landes 1989). Ces résidus azotés se retrouvent dans l'eau des rivières. Les taux de nitrates les plus élevés se localisent dans la partie nord-est du bassin et en Chalosse (REGNACQ 1991). Les rivières de coteaux drainent ces zones pour aboutir à l'Adour.

Cependant, il existe dans le cycle de l'azote une voie de transformation des nitrates qui conduit à une perte d'azote dans le milieu aquatique sous certaines conditions. Les nitrates peuvent subir une réduction par un mécanisme comparable à une respiration. Le nitrate est alors réduit en

* Manuscrit reçu le 18 mai 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 22 janvier 1996.

Source : MNHN

azote moléculaire pendant qu'une source de carbone organique est oxydée. Ce mécanisme est observé et décrit pour la première fois en 1886 par GAYON & DUPETIT. Cette réaction de dénitrification est absente ou réduite dans les sols contenant de faibles quantités de matière organique (BREMNER & SHAW, 1958 ; BURFORD & BREMNER, 1975 ; REDDY *et al.,* 1980). Ce processus est accompli par différents groupes taxonomiques de bactéries qui synthétisent un ensemble de réductases. Celles-ci peuvent ainsi utiliser des oxydes d'azote de plus en plus réduits comme accepteurs d'électrons en absence d'oxygène ou sous des concentrations très faibles (BREMNER & SHAW, 1958 ; BREMNER, 1965 ; MICHOUSTINE *et al.,* 1965 ; PINAY 1986 ; PINAY & LABROUE, 1986 ; SMITH & TIEDJE, 1979).

Compte tenu de l'importance de l'azote dans les processus d'eutrophisation, nous avons essayé d'apprécier la perte d'azote par le processus de dénitrification au niveau de l'interface eau/sédiment. Notre étude a été menée sur un tronçon du fleuve Adour (SW) délimité par les villes de Pontonx et Dax. Nous avons donc évalué les capacités dénitrifiantes des sédiments du fleuve en effectuant des carottages en divers endroits du lit mineur. La connaissance de la structure granulométrique des sédiments dans cette portion de l'Adour a permis de choisir les lieux de prélèvements nécessaires aux fins d'analyse. Parallèlement nous avons calculé les flux d'azote minéral entrant et sortant de cette zone d'étude durant une année hydrologique regroupant deux crues, ainsi que les apports diffus dus aux amendements.

ZONE D'ÉTUDE

Issu du col du Tourmalet (2115 m) au sud du Pic du Midi de Bigorre, l'Adour dévale les Pyrénées, et rejoint l'océan après un parcours de 335 km. Son bassin-versant couvre une superficie de 7840 km^2 au niveau de Dax et de 16 755 km^2 au total (FIG. 1) dont la majeure partie (hors Pyrénées) repose sur des formations détritiques tertiaires ou quaternaires. La pluviométrie annuelle, comprise entre 1 100 mm (au N.E.) et 2 000 mm (Pyrénées) procure à l'Adour un débit moyen (module) de 35 m^3/s dans le secteur d'Aire et de 95 m^3/s à Dax (station de St-Vincent-de-Paul). En s'éloignant des Pyrénées, le fleuve passe progressivement du régime nivo-pluvial à un régime pluvio-nival qui devient presque exclusivement pluvial sur le bas Adour (PARDÉ, 1953, 1955). Dans le tronçon étudié, (ordre 7 selon la classification de Strahler de 1957) les étiages estivaux correspondent à des débits d'une quinzaine de m^3/s alors que les crues décennales peuvent dépasser 700 m^3/s. On enregistre en moyenne une fréquence de deux crues de 450-500 m^3/s par année. Dans ce même tronçon, la pente en long est faible : 4,2 m de dénivelé pour 25 km de trajet à méandres (0,17 ‰) que les eaux (hors crues) mettent 10 heures à parcourir…

MATÉRIEL ET MÉTHODES

BATHYMÉTRIE, REPÉRAGE ET STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

Durant les périodes d'août-septembre-octobre 1991 et juillet 1992, des sondages ont été effectués dans l'axe du fleuve. La sonde utilisée pour les mesures était constituée d'un ensemble de perches emboîtables étalonnées tous les 10 cm jusqu'à 6 mètres. Ces données ont permis de dresser une coupe longitudinale de l'Adour de Pontonx à Dax sur 25 km et de connaître la nature granulométrique des éléments tapissant le fond du lit mineur.

Les prélèvements de sédiments destinés à la mesure de l'activité dénitrifiante ont été effectués en des endroits répertoriés et localisés lors des sondages bathymétriques. Ces prélèvements ont été répartis numériquement dans les trois secteurs du tronçon étudié (FIG 2). Ils ont été effectués à deux périodes de l'année (21 février et 20 juillet 1992) de façon à pouvoir apprécier les variations de cette activité dénitrifiante en liaison avec les températures de l'eau. Ils furent effectués à partir d'une embarcation au moyen d'un système de carottage guidé par des tiges souples. Le choix des sites s'est fait en prenant dans chaque secteur des structures granulométriques variées de sédiments, à diverses profondeurs dans le lit mineur.

Afin de connaître l'activité dénitrifiante liée à la granulométrie des sédiments, nous avons calculé la perte d'azote sur l'ensemble des sites du tronçon pour chacune des classes de granulométrie relevées dans le fond du lit mineur. Les brassages fréquents des éléments minéraux et les apports par les crues ne permettent pas d'estimer avec grande précision les surfaces exactes recouvertes par les divers sédiments dans l'ensemble du lit. Nous avons également déterminé l'activité dénitrifiante dans les trois secteurs en tenant compte de l'hétérogénéité du sédiment. Ainsi, il nous a été possible d'établir des comparaisons par ces deux approches.

MESURE DE LA DÉNITRIFICATION

Les mesures de dénitrification font appel à deux types de techniques :

1) l'utilisation d'isotopes de l'azote (N_{13} N_{15}) comme traceurs. Dans ce cas, on introduit de l'azote marqué et l'on mesure au spectroscope de masse l'émission de N_2. Cette méthode est assez lourde, de plus, le NO_3 apporté par la nitrification n'est pas pris en compte. Il est possible de palier cet inconvénient en utilisant du NH_3 marqué.

2) la mesure des produits terminaux (BREMNER & HAUCK, 1982).

Sur le plan méthodologique, la difficulté majeure réside dans le fait que le produit final se présente sous

Source : MNHN

BASSIN HYDROGRAPHIQUE DE L'ADOUR – *The catchment of the river Adour*

Le Bassin de l'Adour, à l'extrême sud-ouest de la France, occupe une superficie de 16 773 km².
The catchment of the river Adour covers an area of 16 773 km² in south-west France

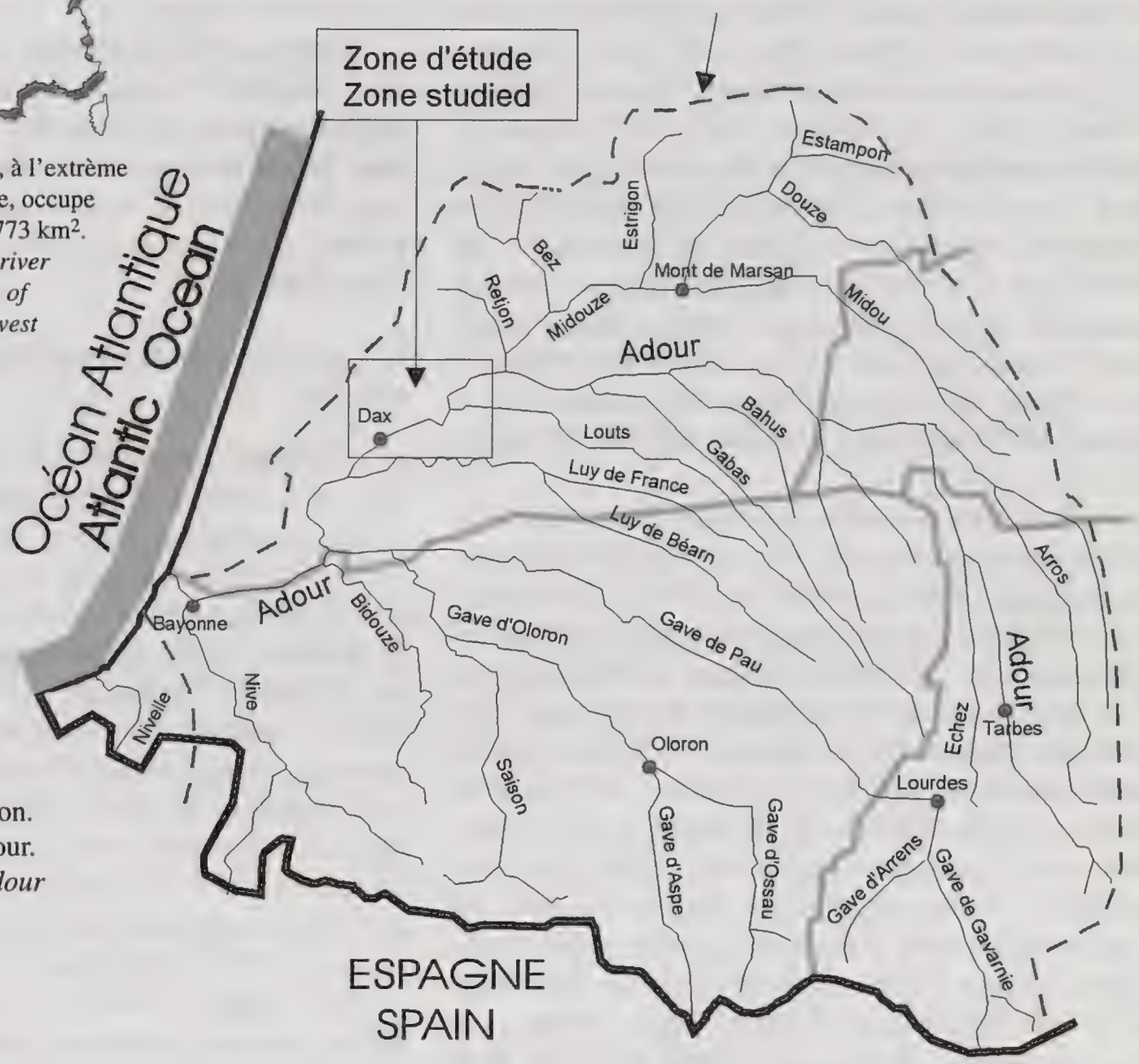


FIG. 1.– Localisation. Le Bassin de l'Adour.
Location of the Adour catchment.

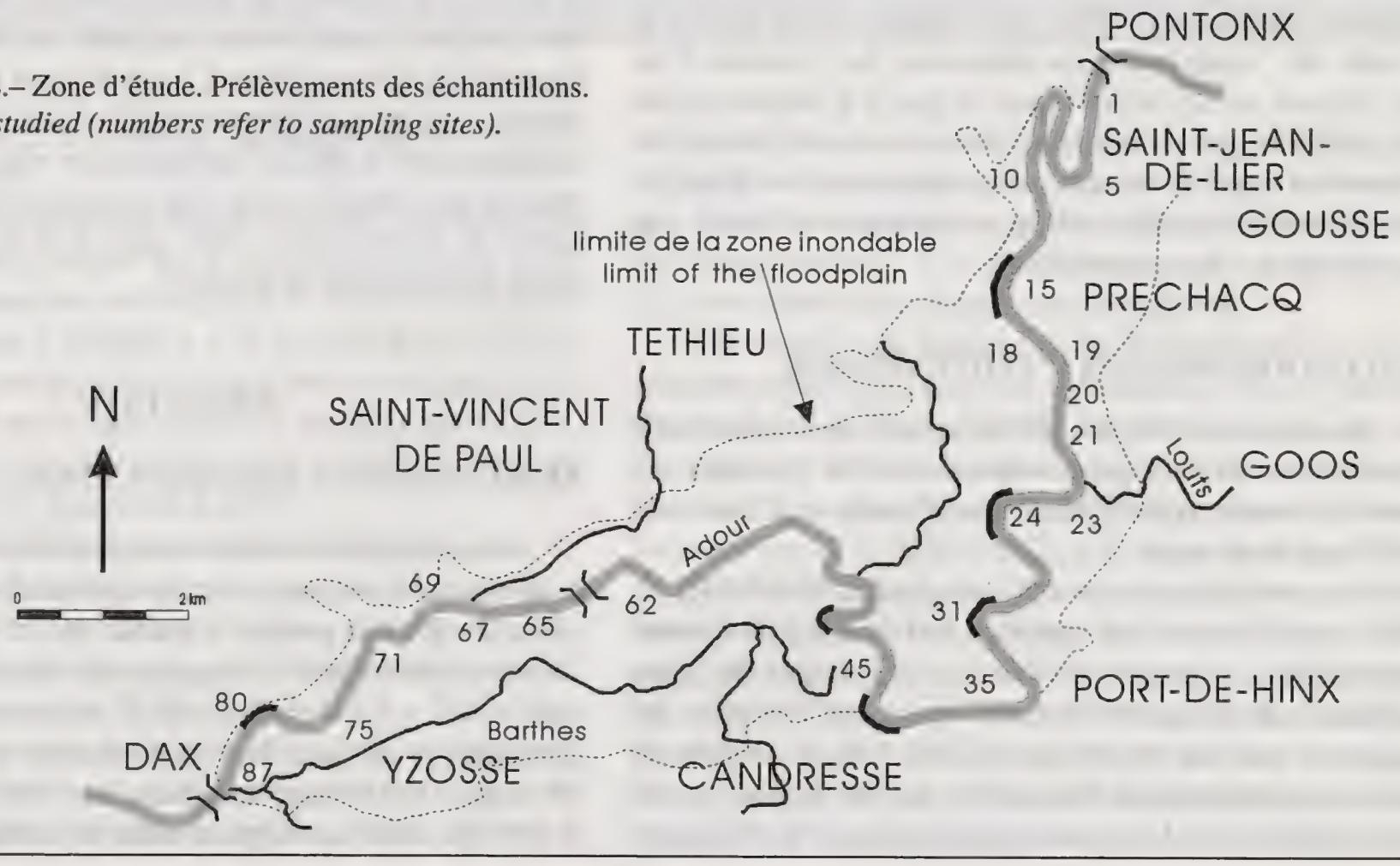


FIG. 2.– Zone d'étude. Prélèvements des échantillons.
Area studied (numbers refer to sampling sites).

Source : MNHN

forme d'azote moléculaire, constituant essentiel de l'air. C'est la raison pour laquelle, jusqu'aux années 1970, les travaux étaient réalisés dans des enceintes closes privées d'azote. L'utilisation de nitrates marqués a permis la réalisation d'expériences sous atmosphère naturelle.

Les découvertes récentes concernant le blocage de la réduction de N_2O en N_2 (FEDOROVA *et al.,* 1973) ont permis de mettre en œuvre des techniques beaucoup plus légères (GARCIA, 1975 ; YOSHINARI *et al.,* 1977 ; GERMON, 1980). Il est possible de bloquer la dernière réaction de réduction de l'oxyde nitreux produit lors de la dénitrification en présence d'acétylène. La méthode consiste à injecter de l'acétylène dans une enceinte close contenant un volume déterminé et à doser le N_2O qui se dégage dans l'atmosphère de l'enceinte pendant un certain temps (DESSERY & CAVELIER, 1984). L'inhibition de la N_2O réductase par l'acétylène a été confirmée à plusieurs reprises (GERMON, 1980).

La méthode retenue est la technique d'incubation de carottes de sédiment humide, utilisée par de nombreux auteurs (LALISSE-GRUNDMANN *et al.,* 1983). Les échantillons de sédiment humide sont placés dans des flacons préalablement tarés ; ils sont maintenus à 10°C jusqu'au retour au laboratoire où ils sont pesés. Par la suite, l'atmosphère des flacons est enrichie avec 10 % d'acétylène. Les prélèvements de gaz de l'atmosphère de l'enceinte sont effectués après 4 heures d'incubation à 10°C. Cette opération s'effectue avec des tubes venoject de 5 ml. Les dosages sont ensuite effectués par chromatographie en phase gazeuse à capture d'électrons (Varian 3300). Cette technique permet de mesurer des flux de N_2O très faibles. Il semble que le N_2O formé puisse réagir avec les micro-organismes et repasser à l'état de N_2 en 48 h (LENSI & CHALAMET, 1979 ; CHALAMET *et al.,* 1987). A la suite de l'expérience, on détermine les volumes d'air des flacons en les remplissant d'eau. La connaissance des pourcentages d'humidité des extractions permet de déterminer le poids sec des sédiments incubés et d'apprécier la dénitrification en nanogrammes d'azote par gramme de sol sec et par heure.

ÉVALUATION DES FLUX D'AZOTE MINÉRAL

La connaissance des débits et des concentrations moyennes en azote a permis de calculer les tonnages exportés à Pontonx (entrée de la zone d'étude) et à Dax (sortie à l'aval du tronçon).

Les concentrations en N inorganique (N. NO_3, N. NH_4) dans l'eau ont été estimées tout au long de l'année hydrologique, de juin 1991 à juin 1992, par un suivi bimensuel de la qualité chimique des eaux. De plus, les étiages et surtout les crues ont fait l'objet de relevés horaires ou journaliers. Les débits ont été fournis quotidiennement par la Direction Départementale de l'Équipement des Landes. En période de crue ces mesures ont également été réalisées sur le terrain. Cinq répliques effectuées transversalement à l'axe fluvial ont permis d'apprécier la variabilité des concentrations dans les différentes lames d'eau du fleuve et d'en tirer une moyenne accompagnée d'un écart-type.

Dans cette zone d'étude, un maïsiculture importante s'est développée depuis une vingtaine d'années. Afin de déterminer avec précision le flux apporté par les engrais, nous avons déterminé les principales surfaces régulièrement amendées, les taux d'engrais déversés par unité de surface ainsi que la variation de ces amendements au cours d'une année.

ANALYSES CHIMIQUES DE L'EAU ET DES SÉDIMENTS

Dans une première phase, nous avons effectué le dosage de l'azote nitrique et ammoniacal dans les échantillons. L'extraction des ions est réalisée avec du KCl. On prélève 15 g de sédiment auxquels on ajoute 150 ml de KCl (2 M) et quelques gouttes de chloroforme pour fixer la solution. Après agitation pendant 1 heure, on réalise une filtration. Le dosage des nitrates est alors effectué selon la méthode de Griess-Ilosvay sur colonne de cadmium cuivrée, celui de l'ammoniaque selon la méthode colorimétrique au bleu d'indophénol sur l'auto-analyseur technicon. La méthode de la double pesée (avant et après séchage à 105°C pendant 24 h) permet d'estimer l'humidité des échantillons. Nous pourrons ainsi calculer les teneurs de N/NO_3 et N/NH_4 en µg par gramme de sol sec.

Le dosage des nitrates a été effectué par réduction en nitrites dans une colonne de cadmium cuivré (GOLTERMAN *et al.,* 1978, KEENEY & NELSON 1982). Ces derniers ont été ensuite dosés par la méthode colorimétrique de GRIESS-ILOSVAY modifiée. L'ammoniaque a été dosé par la méthode au bleu d'indophénol (TECHNICON 1976). Après alcalinisation à pH_{13}, l'ammoniaque réagit avec l'hypochlorite pour donner de la monochloramine. Cette dernière forme de l'indophénol bleu dans une réaction en deux temps catalysée par le thymol.

RÉSULTATS

RÉSULTATS DE LA DÉNITRIFICATION

Dix-sept prélèvements ont été réalisés en février 1992 dans les trois secteurs cartographiés du lit de l'Adour (TAB. I). Ils ont permis d'établir des comparaisons sur l'activité dénitrifiante. La section du trépan utilisé était de 1,25 x 1,25 x 3,141 = 4,90 cm^2. L'Adour ayant une largeur moyenne de 50 m et la portion étudiée une longueur de 25 km, la surface estimée est de 1,25 km^2 ou 1 250.10^7 cm^2. Le rapport entre la surface totale du lit

Source : MNHN

TABLEAU I.– Taux de dénitrification dans les sédiments de l'Adour.
Levels of denitrification in Adour sediments.
(2) granulométrie des sédiments A : argileux ; S : sablonneux ; L : limoneux ; SL : sablo-limoneux ; (4,5) 21 février 1992 ; (6, 7) 20 juillet 1992.
(2) sediment granulometry ; A : clay ; S : sand ; L : silt ; SL : sandy-silt ; (4,5) 21 February 1992 ; (6, 7) 20 July 1992.

STATIONS	TEXTURE	PROFONDEUR en m *depth (m)*	N/NO3 ug/g sol sec *dry soil*	N/NH4 ug/g sol sec *dry soil*	SUCRES ug/g sol sec *dry soil*	N2 ng/g/h	MOYENNE par tronçons ng/g/h *mean value*	N/NO3 ug/g sol sec *dry soil*	N/NH4 ug/g sol sec *dry soil*	SUCRES ug/g sol sec *dry soil*	N2 ng/g/h	MOYENNE par tronçons ng/g/h *mean value*
1	2	3	4	4	4	5	5	6	6	6	7	7
15	S	1.00						1.17	6.27	2.84		
17	L	0,9						1.86	1.86	7.57		
18	S. L	0.80	1.68	31.03	4.20	21.48		2.56	54.66	43.65		
19	S	0.80	1.22	6.08	9.13	1.23		1.58	2.77	2.68		
20	L	0,8						2.90	3.89	34.56		
20	S	0.70	1.61	0.54	3.85	3.46		0.66	3.29	3.98		
21	A	1.00	0.60	6.64	13.12	9.90		0.46	6.04	2.92		
23	A	1.00	1.22	1.22	6.88	3.02		0.45	38.04	37.42	86.20	
24	S	0.70	1.05	4.71	4.01	0.38		0.97	3.89	2.88		
31	S	3.00	1.46	10.93	7.94	3.55	6.14	0.40	21.25	10.21	78.12	82,16
33	A	2,5						0.99	56.21	18.56		
35	A	2.00	1.31	11.10	5.00	1.48		0.50	63.19	13.01	30.51	
40	A	1,9						0.59	89.23	62.21		
45	A	2.10	2.18	67.59	12.70	30.70						
45	S1	2.00	2.35	8.21	4.54	0.96		0.99	32.21	32.27	70.84	
45	S2	1.20	1.17	8.79	3.76	2.53	8.91					50,67
50	L	1,8						2.07	98.51	18.56		
55	L	2.00						0.95	4.54	16.54		
62	L	2.50	1.15	8.32	4.89	1.93						
65	S	2.50	1.77	26.01	6.01	0.28		0.58	32.01	36.58		
67	S	2.10	1.47	16.85	12.43	1.65		0.99	10.89	4.91	51.70	
69	L	3.00	1.24	7.44	5.39	2.39		1.96	22.90	6.19	66.92	
70	A	2,8						1.88	6.55	11.21		
71	L1	2.50	2.01	5.36	7.91	6.76		1.12	18.41	8.84	189.28	
71	L2	1.00	3.89	99.06	10.68	10.90	3.99	2.15	197.54	18.56		
78	A	2.00						0.75	183.10	12.26	305.21	153,27
80	A	2,2						1.88	175.56	15.21		
84	A	2,5						2.59	54.17	15.46		

mineur de l'Adour et la section du trépan est de : 1250 x $10^7/4{,}90 = 255.10^7$.

Nous avons estimé la dénitrification dans le lit du fleuve en tenant compte de la granulométrie des sédiments. Ainsi, pour des sédiments sablonneux, la dénitrification est évaluée à 13,98/8 = 1,74 ng N_2/g/h (sd = 0,46). Pour des sédiments limoneux, la dénitrification est estimée à 21,97/4 = 5,49 ng N_2/g/h (sd = 2,1). Enfin pour des sédiments argileux, l'activité dénitrifiante est de 45,07/4 = 11,26 ng N_2/g/h (sd = 6,72).

Lors de la campagne estivale, 8 échantillons sur les 25 prélevés ont pu être analysés. Comme précédemment, la dénitrification a été estimée en fonction de la granulométrie des sédiments. Ainsi, pour des sédiments sablonneux, la dénitrification est de : 66,88 ng N_2/g/h (sd = 7,87). Pour des sédiments limoneux, la dénitrification est estimée à 128,11 ng N_2/g/h (sd = 61,18). Enfin pour des sédiments argileux, l'activité dénitrifiante est de 140,64 ng N_2/g/h (sd = 83,84). Une comparaison de ces différentes moyennes obtenues en deux saisons différentes montre que l'activité dénitrifiante est liée à la granulométrie des sédiments prélevés. Les plus forts taux de dénitrification sont enregistrés dans des sédiments argileux.

Les valeurs du processus de dénitrification varient considérablement en fonction des secteurs. Dans le secteur Pontonx/Port-de-Hinx, nous avons relevé en hiver des valeurs de 0,37 à 21,47 nanogrammes d'azote par gramme de sédiment et par heure (ngN_2/g/h), en été des valeurs fluctuent de 78,12 à 86,2 ngN_2/g/h. Dans le secteur Port-de-Hinx/St-Vincent-de-Paul les valeurs hivernales s'échelonnent de 0,95 à 30,69 ngN_2/g/h en hiver à 30,51 à 70,84 ngN_2/g/h en été. Dans le secteur St-Vincent-de-Paul/Dax, les valeurs fluctuent de 0,28 à 10,89 ngN_2/g/h en période hivernale à 51,70 à 305,21 ngN_2/g/h en période estivale et cela sans tenir compte de la granulométrie. Dans le secteur de Pontonx/Port-de-Hinx, lors de la saison froide, ce

Source : MNHN

processus de dénitrification est particulièrement significatif au point 18L qui correspond à un sédiment limoneux, alors que dans le même secteur, le sédiment sablonneux ne participe que d'une façon limitée à ce processus. Dans le secteur de Port-de-Hinx/St-Vincent, ce phénomène est bien visible au point 45A (sédiment argileux) alors qu'il est réduit en $45S_1$ et $45S_2$ (sédiment sablonneux). Le dernier secteur (St-Vincent-de-Paul/Dax) produit une dénitrification plus limitée ; seul le point 71 atteint 10ngN_2/g/h. Enfin, nous constatons que des taux élevés de dénitrification sont souvent synchrones avec la présence importante de glucides dans le sédiment. Ceci est particulièrement bien visible aux points de prélèvement 21 A et 45 lors de la campagne hivernale, et au point 78 lors des relevés estivaux. Cependant, les forts taux de glucides dans le sol n'induisent pas nécessairement une dénitrification importante (points 67.1). Avec les résultats obtenus, cette corrélation n'est pas significative.

Dans les trois secteurs du tronçon étudié, on peut noter les taux moyens de dénitrification :

• Période de février 1992 :

Secteur Pontonx / Hinx	6,14ng N_2/g/h. sd = 2,8 (standard déviation)
Secteur Hinx / St. Vincent	8,93ng N_2/g/h. sd = 7,3
Secteur St. Vincent / Dax	3,98ng N_2/g/h. sd = 1,7
soit une valeur moyenne de	6,34ng N_2/g/h. sd = 2,01

• Période de juillet 1992 :

Secteur Pontonx / Hinx	82,16ng N_2/g/h. sd = 4,0
Secteur Hinx / St. Vincent	50,67ng N_2/g/h. sd = 20,1
Secteur St. Vincent / Dax	153,27ng N_2/g/h. sd = 59,3
soit une valeur moyenne de	109,84ng N_2/g/h. sd = 18,4

Enfin, en établissant des comparaisons entre les deux campagnes, nous constatons que l'activité dénitrifiante est liée aux températures. Très réduite en hiver (6,34 +/- 2,01 N_2/g/h.), elle présente des valeurs moyennes bien supérieures en été (109,85 +/- 18,4 N_2/g/h.). De plus, les taux moyens d'azote nitrique N/NO_3 contenus dans le sédiment sont plus faibles en été (1,32 +/- 0,15 ug/ g) qu'en hiver (1,61 +/- 0,17 ug/ g) alors que les moyennes d'azote ammoniacal sont 2,5 fois plus élevées (18,82 +/-6,3 ug/ g et 47,48 +/-17,75 ug/ g). Il en est de même pour les taux de sucres.

ESTIMATION DE LA DÉNITRIFICATION SUR L'ENSEMBLE DU TRONÇON

Compte tenu de la vitesse de dénitrification par type de sédiment, il est possible de calculer sur l'ensemble du tronçon étudié la perte d'azote minéral par ce processus de dénitrification (Tab. I). Ceci en tenant compte de la granulométrie des sédiments. Nous avons précédemment évalué le coefficient correspondant au rapport entre la surface de l'Adour et celle du trépan.

Si l'ensemble du fond du lit mineur était occupé par des sables de densité 2,5, sachant que la section du trépan est de 4,9 cm^2, que la hauteur de la carotte est de 5 cm, que la masse de celle-ci est de (4,9 x 5 x 2,5) grammes, la dénitrification en 24 h sur les 25 kilomètres du lit mineur serait de : 255.107 x (4,9 x 5 x 2,5) x 1,74 x 24 = 6,52.1012 ng de N_2/jour soit **6,52 +/-1,72 kg / jour**. Selon les mêmes calculs, si l'ensemble de la surface du fond du lit mineur était recouverte par des limons de densité 2 cette activité dénitrifiante serait de : **16,46 +/- 6,2 kg/jour**, et si le fond du lit mineur était entièrement occupé par des argiles de densité 2, la perte d'azote serait de : **33,76 +/- 20,1kg / jour**, ce qui représente une valeur assez faible.

La connaissance précise des surfaces correspondant à chaque type granulométrique aurait permis de faire une estimation de cette activité dénitrifiante. Malheureusement, les brassages fréquents des éléments minéraux constitutifs du lit mineur, les apports par les crues de sédiments variés n'ont pas permis une appréciation des surfaces propres à chaque type de sédiment sur l'ensemble du tronçon étudié. Nous avons néanmoins remarqué que dans le secteur n° 1, les éléments sablonneux étaient les plus présents alors que dans les secteurs n° 2 et n° 3, les éléments limono-argileux prédominaient. Approximativement, nous affecterons la proportion 1/3 pour chaque type de sédiment. L'estimation de la dénitrification sur l'ensemble du lit mineur entre Pontonx et Dax est de : 6,52/3 + 16,47/3 + 33,7/3 = **18,92 +/- 9,34 kg / jour**. Cette valeur représente 0,14 % du flux entrant : le 28 février 1992, nous avons relevé 4,29 mg de N/NO_3, 0,10 mg/l de N/NH_4 à Pontonx et 4,52 mg/l de N/NO_3, 0,13 mg/l de N/NH_4 à Dax. Les débits étant de 35 et 40 m^3/s, nous avons pu estimer un flux entrant de (4,29 + 0,10) x 35 x 3600 x 24 = 13 275 kg/jour d'azote dissous et un flux sortant de (4,52 + 0,13) x 40 x 3 600 x 24 = 16 070 kg/jour.

Sur 25 km, l'évaluation des apports en azote pour le secteur étudié a été de 2 800 kg/j ; les pertes par dénitrification dans les sédiments sont limitées à 18,9 kg/j. Une valeur moyenne, calculée dans les trois tronçons (en supposant que ce mécanisme soit constant) fait apparaître une dénitrification de 6,34 x 24 = 152,1 ng N/g/h. La densité moyenne des sédiments prélevés est voisine de 2 (Counilh et al, 1982). On peut estimer la masse moyenne de limon récolté à 4,9 x 5 x 2 = 49 g, soit, pour l'ensemble de la surface : 1 250 x 10^7 x 4,90 x 50 = 12 499.10^7g. La dénitrification est de 12 499.10^7g x 152,1 = 19. 10^{12}ng soit **19 kg (+/- 6,02 kg) par jour en moyenne**. Ce résultat correspond à l'estimation que nous avions faite si l'on considère qu'il y a une égale proportion de sédiment sablonneux, limoneux et argileux.

Les prélèvements effectués en juillet n'ont pu être exploités que partiellement par suite d'un incident technique. Ainsi, si l'ensemble du fond du lit mineur était occupé par des éléments sablonneux, la dénitrification serait de : 255.10^7 x (4,9 x 5 x 2,5) x 66,88 x 24 = 247.10^{12} ng de

Source : MNHN

N_2/jour soit **250,7 +/-29,5 kg / jour**. Selon les mêmes calculs, si l'ensemble de la surface du fond du lit était recouverte par des limons cette activité dénitrifiante serait de : **384,1+/- 183,4 kg/jour**, et si le fond du lit mineur était entièrement occupé par des argiles, la perte d'azote serait de : **421,7 +/- 251,4 kg / jour**. En affectant comme précédemment la proportion 1/3 pour chaque type de sédiment, l'estimation de la dénitrification sur l'ensemble du lit mineur entre Pontonx et Dax serait de : **352,16 kg / jour**. Enfin, en prenant pour la campagne estivale une valeur moyenne du processus de dénitrification de 109,84 ng N_2/g/h, et en établissant des calculs similaires à ceux de la campagne hivernale, nous pourrions estimer la perte d'azote minéral à : 329,4 kg/jour. Ce résultat est voisin de ce que nous avions trouvé précédemment.

LES FLUX D'AZOTE MINÉRAL

Pour la période d'étude considérée, les flux entrant à Pontonx et sortant à Dax par le vecteur aquatique ont été reportés dans le tableau II. Ces flux sont assez limités lors des étiages estivaux ; ils représentent 0,5 à 1,6 % du flux annuel. En période de crue, ces flux sont environ 25 fois plus importants qu'à l'étiage. Ils représentent alors 21,6 à 26 % du flux annuel, et cela en fonction de la crue.

Les deux crues ont permis le passage de 47,6 % de l'azote minéral ayant transité durant la saison hydrologique à Dax, et cela sur une période très restreinte.

Les apports diffus correspondent aux divers amendements réalisés dans les prairies de mai à juillet pour la production de foin mais également du mois de février au mois de juillet pour la maïsiculture. Les épandages de lisier pour une année correspondent à 23,7 tonnes d'azote minéral (TAB. III). Les amendements réalisés en février, mai et juillet 1992 semblent avoir une incidence sur la valeur de ces divers flux. Ainsi, en février, les 460 km^2 du bassin versant entre Pontonx et Dax s'enrichissent de 93 tonnes. Or l'amendement réalisé pour la maïsiculture lors de la première quinzaine de février correspond, pour la surface considérée, à 194,8 tonnes. Ainsi donc, 47,7 % du flux semblent se retrouver dans l'eau du fleuve. Par contre, au mois de mai, les divers amendements dans les parcelles correspondent à 173,6 tonnes d'azote. L'ensemble de cet azote a été utilisé pour la croissance du maïs car on peut noter une égalité des flux entrants et sortants de la zone d'étude.

L'absorption de cet azote par le maïs est très importante au moment de la formation de l'épi et peut aller jusqu'à 8 kg/ha/jour. Ainsi, la prise d'azote nécessaire à la croissance est de : 337 X 8 = 2 696 kg/jour, soit 40 tonnes pour les quinze jours correspondant à la formation de ces épis.

Cette absorption se réalise surtout du 25 juin au 10 juillet. Sachant que 337 ha sont couverts par du maïs dans cette portion du bas Adour, l'amendement total en une année est voisin de 500 tonnes pour le secteur considéré. La nature granulométrique des sédiments constitutifs du

TABLEAU II.– Flux d'azote minéral calculés à Pontonx et à Dax.

Calculated flux of inorganic nitrogen at Pontonx and Dax.

	FLUX ENTRANT (Pontonx)		FLUX SORTANT (Dax)		DIFFERENCE (t/mois) (– : flux entrant < flux sortant = perte pour la zone ; + = flux entrant > flux sortant - gain pour la zone)
	Concentration moyenne (mg/l)	flux (t/mois)	Concentration moyenne (mg/l)	flux (t/mois)	
Périodes					
Juillet 1991	0.295	214 ± 4.8	0.35	252 ± 12	+38
Août 1991	0.125	90 ± 0.1	0.09	64.8 ± 0.1	-25.2
Septembre 1991	0.33	237 ± 7.2	0.25	180 ± 0.1	-57
Octobre 1991	0.31	223 ± 0.1	0.5	360 ± 0.1	+137
Novembre 1991	0.8	192 ± 0.1	1.2	288 ± 0.1	+96
Crue de novembre 1991	–	2225 ± 21.6	–	2336 ± 49.7	+111
Décembre 1991	1.05	756 ± 18	1.05	756 ± 7.2	0
Janvier 1992	1.76	1276 ± 3.6	1.75	1260 ± 10.8	0
Février 1992	0.75	540 ± 3.6	0.88	633 ± 3.6	+93
Mars 1992	0.44	316 ± 10.8	0.47	338 ± 3.6	+22
Avril 1992	1.76	1281 ± 9.6	1.6	1152 ± 7.2	-129
Mai 1992	0.46	331 ± 10.8	0.47	338.4 ± 3.6	0
Crue de juin 1992	–	2612 ± 93.5	–	2845 ± 121.5	+233
Total	–	**10284 ± 184**	–	**10803 ± 220**	

Source : MNHN

TABLEAU III.– Surfaces des diverses formations pour lesquelles un amendement est effectué.
Areas affected by fertilizers addition.

(1) Surfaces des prairies et barthes en ha ; (2) Premier amendement lors de la première quinzaine de mai (40 kg/ha) ; (3) Second amendement lors de la seconde quinzaine de juillet (20 kg/ha) ; (4) Surfaces occupées par la maïsiculture dans les barthes ; (5) Premier amendement lors de la première quinzaine de mai (50kg/ha) ; (6) Second amendement lors de la première quinzaine de juin (160 kg/ha) ; (7) Autres surfaces occupées par la maïsiculture ; (8) Premier amendement lors de la seconde quinzaine de février (60 kg/ha) ; (9) Second amendement lors de la seconde quinzaine de mai (40 kg/ha) ; (10) Troisième amendement lors de la seconde quinzaine de juillet (20 kg/ha) ; (11) Surface agricole utile par commune ; (12) Apport par épandage de lisier (environ 5 kg/ha/an) ; (13) Perte estimée en kg du fait de la percolation dans les sables.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Pontonx	48	1920	960	12	600	1920	677	40620	27080	13540	811	4055	38117
Gousse	77	3080	1540	12	600	1920	58	3480	2320	1160	147	735	6909
Préchacq	29	1160	580	0	0	0	371	22260	14840	7420	420	2100	19740
Goos	17	680	340	22	1100	3520	619	37140	24760	12380	709	3545	33323
Téthieu	36	1440	720	151	7550	24160	164	9840	6560	3280	454	2270	21338
Hinx	71	2840	1420	39	1950	6240	667	40020	26680	13340	833	4165	39151
Candresse	59	2360	1180	55	2750	8800	225	13500	9000	4500	438	2190	20586
Yzosse	116	4640	2320	23	1150	3680	167	10020	6680	3340	350	1750	16450
St. Vincent	222	8880	4440	71	3550	11360	299	17940	11960	5980	592	2960	27824
TOTAL	**675**	**27000**	**13500**	**385**	**19250**	**61600**	**3247**	**194820**	**129880**	**64940**	**4754**	**23770**	**223438**

plateau landais ne permet pas de retenir cet azote minéral. Sur une année, on compte une perte de 223 tonnes correspondant ainsi à un surcroît d'azote minéral dans le lit mineur de 48 %.

DISCUSSION

Lors de la campagne hivernale, la température de l'eau était de 4°C, celle de l'air de 4,5°C, ce qui pourrait expliquer les faibles valeurs trouvées. Il faut signaler que dans le protocole permettant les mesures de dénitrification, le N_2O dégagé est susceptible d'être repris par le sol et réduit en N_2. Cette réduction secondaire due aux conditions d'expérience en atmosphère confinée peut être une cause d'erreur (LENSI & CHALAMET, 1979). Il est probable que la diffusion limitée de l'acétylène dans ce sédiment récolté présentant certaines propriétés physiques d'hydromorphie (texture, engorgement) réactive la réduction de N_2O. Ceci expliquerait le faible taux de dénitrification (15,2 mg de N/ m^2/ j). Les taux de dénitrification en été (330,4 mg de N/ m^2/ j) seraient révélateurs d'une faible réduction secondaire en atmosphère confinée.

La dénitrification étant un processus biochimique réalisé par des micro-organismes, les réactions de dégradation de l'azote minéral sont inhibées par les températures hivernales (Hill, 1979 ; LALISSE-GRUNDMANN *et al.*, 1983). Pour BAILEY & BEAUCHAMP (1973), il y aurait inhibition complète de la réduction de NO_3 à 5°, mais la réduction de NO_3 continuerait lentement. Bien que l'échantillonnage effectué le 20 juillet 1992 n'ait pu être analysé que partiellement, l'ensemble des 8 résultats estivaux confirme la relation entre les températures et cette activité dénitrifiante évaluée à 352,16 kg/jour soit 18 fois plus importante qu'en hiver. Sachant que la variation des températures entre ces deux saisons avoisine 16° C, STANFORD *et al.*, 1975 évoquent un coefficient multiplicateur voisin de 25. Les taux trouvés par MATS JANSSON *et al.* (1994) dans le Sud de la Suède durant la période 1987-1989 se répartissent entre 1,2 et 24 mg N/m^2/h-1 et cela en fonction des saisons. Le coefficient est ici de 20. Nous pouvons donc considérer le faible échantillonnage comme assez significatif de l'estimation du processus. De même, les variations de températures journalières entraînent également une fluctuation des taux de dénitrification, le maximum se situant entre 14 et 17 heures dans des sols submergés (LENSI & CHALAMET, 1982 ; JACOBSON ET ALEXANDER, 1980 ; LALISSE-GRUNDMANN *et al.*, 1983). La diminution des taux en nitrates lors de la campagne estivale (27 %) par rapport à l'hivernale semble montrer une relation entre les taux de dénitrification et la présence d'azote nitrique (LENSI & CHALAMET, 1979). L'augmentation en été de 12,7 % de sucres dans les sédiments permet d'établir un lien avec le processus de dénitrification (BURFORD & BREMNER 1975 ; REDDY *et al.*, 1980). Il semblerait que la source carbonée se présente sous la forme d'un composé organique soluble ou facilement minéralisable (WOLDENDROP, 1963 ; BURFORD & BREMNER, 1975 ; GERMON *et al.*, 1981 ; HILL & SANMUGADAS, 1985 ; DE CATANZARO & BEAUCHAMP, 1985 ; HILL & SHACKLETON, 1989). De même, nous avons remarqué un accroissement de l'azote ammoniacal de 58 % dans les sédiments prélevés en été.

Le calcul du flux d'azote minéral entrant lors des étiages estivaux avait été estimé à 7 133 kg/jour. La perte

Source : MNHN

de ce composé par ce processus de dénitrification représente donc 4,9 % de ce flux entrant. Enfin, en prenant une valeur moyenne de la dénitrification de 185,5 kg/jour, nous estimons le flux d'azote minéral perdu annuellement par ce processus à 67,7 tonnes. Le flux annuel entrant dans la zone d'étude est 10 284 tonnes (TAB. II). La dénitrification n'équivaut qu'à 0,65 % de ce même flux entrant.

Dans ce secteur où prédomine une hydromorphie élevée, nous aurions pu espérer une réduction plus importante des nitrates dans les sédiments, en accord avec la littérature (BOWDEN, 1986 ; GARCIA, 1975). Bien que la majeure partie des prélèvements aient été réalisée lors d'un étiage hivernal, nous avons voulu comparer ces résultats avec ceux d'autres auteurs. HOWARD-WILLIAMS & DOWNES (1984) ont calculé l'importance de la dénitrification dans les sédiments de quelques cours d'eau de Nouvelle Zélande : celle-ci varie de 1 à 80 mg d'azote par m^2 et par jour. Si la dénitrification se réalisait ainsi sur l'Adour, nous aurions une perte d'azote minéral de 0,12 à 10 kg par jour. COOPER & COOKE (1984) ont déterminé le pouvoir de dénitrification induit par les sédiments du lac Naivasha (Kenya). Les taux sont compris entre 1,5 et 12,9 mg N/m^2/jour. En appliquant ces données à l'Adour, nous aurions 1,87 x 106 à 16,1 x 106 mg soit 1,87 à 16,1 kg/jour. Pour JANSSON (1994), les pertes d'azote minéral par le processus de dénitrification varient de 1,2 à 24 mg N/m^2/h-1. En appliquant ces taux pour l'Adour, la dénitrification serait de 3,6 à 72 kg/jour. Ces valeurs sont assez comparables à celles que nous avons relevées. On peut remarquer que ces données sont encore dix fois plus importantes que celles relevées sur la Charente pendant un cycle annuel (TORRE *et al.,* 1992). Sur les 25 km étudiés, nous avons répertorié quatre points lors de la campagne hivernale où la dénitrification était importante (TAB. I). Nous aurions pu penser que ce processus se déroulait de préférence dans les mouilles du fait de l'accumulation de sédiments fins créant ainsi un milieu anaérobie entravant la diffusion de l'oxygène (BRYAN, 1981). En effet, les relevés hivernaux indiquent une importante dénitrification aux points 18 et 45, riches en éléments granulométriques fins. Lors de la campagne estivale, les points 71 et 78 correspondant à des sédiments limoneux et argileux ont présenté une dénitrification élevée. Il existe une relation entre la granulométrie du sédiment et les taux de dénitrification (HILL & SANMUGADAS, 1985). Cependant, la corrélation calculée n'est pas significative du fait du nombre réduit d'échantillons prélevés. Il semble que ce processus soit très variable d'un lieu à un autre au sein même d'une formation, ce qui confirme l'existence de micro-sites anaérobies se répartissant de façon hétérogène dans les sédiments (PARKIN, 1987). Il aurait été intéressant de mesurer cette activité de dénitrification en période de crue. Du fait du brassage des sédiments, nous aurions vraisemblablement constaté une limitation de ce processus en raison de l'aération des sédiments (HILL, 1979, 1983). Par contre, dans les zones inondables extérieures au lit mineur, le processus de dénitrification devrait se révéler plus important du fait de la stagnation et la faible profondeur des eaux.

Les diminutions des flux sortants d'azote dissous lors des étiages d'août et de septembre représentent 25,2 t et 57 t. Elles pourraient être la conséquence, soit d'une assimilation par des organismes, soit d'un processus de dénitrification. En hiver, ce mécanisme est très limité sur l'ensemble du lit mineur car les pertes avoisinent 19 kg de N_2/j soit 0,57 t/mois. Il représente 0,14 % des flux entrants. Cependant, les résultats de la campagne de juillet nous permettent d'entrevoir une perte d'azote lors des étiages de 10,56 t/mois ; le flux entrant à Pontonx varie de 90 à 237 t/mois. Ainsi, la perte d'azote minéral peut varier de 4,4 à 11,7 % par rapport aux flux entrants. Ce processus de dénitrification semble également très variable d'un lieu à un autre, même si la structure granulométrique des sédiments est identique. La majeure partie de l'azote minéral qui a disparu lors des étiages a pu être également utilisée pour la croissance et le développement de macrophytes présents dans le fleuve en cette saison. HOWARD-WILLIAMS & DOWNES (1984), WEISNER S.E.B et Al (1994) estiment que cette perte d'azote minéral varie de 900 à 1500 mg/N/ m^2/ jour. En appliquant ces données à l'Adour, et en considérant que les macrophytes présents dans le fleuve couvrent une superficie de 10 %, nous pouvons évaluer que cette perte est de 112 à 187 kg/ jour, soit 3,37 à 5,62 tonnes par mois.

Les divers apports diffus d'azote par les amendements au cours d'une année hydrologique ont une incidence sur la variation amont-aval de ces flux. Ainsi, en février, juin-juillet, 47,7 % et 27,2 % des apports d'azote se retrouvent dans l'eau du fleuve. Par contre au mois de mai, l'ensemble de l'amendement effectué semble avoir été utilisé. Sur une année hydrologique, les apports diffus correspondant à un drainage des 460 km^2 du bassin versant entre Pontonx et Dax induisent un surcroît d'azote minéral dans le lit mineur de 48 % par rapport au flux entrant.

La zone riveraine participe au printemps à la prise d'une partie du flux azoté pour la croissance de cette végétation (COOPER A, 1990 ; COOPER & COOKE, 1984). Cette activité semble plus réduite en automne ou même en été. Lors de ces saisons, les flux transversaux issus des zones amendées ne sont que partiellement repris par ces ripisylves. Des taux variables sont évoqués. Généralement on peut compter 80 mg N/m^2 et par jour. Pour l'ensemble de la surface des ripisylves comprises entre Pontonx et Dax qui est de 1 km^2 (BRUNET 1994), on estime à 2,4 tonnes la prise d'azote minéral par mois. Cette valeur représente en fait 0,72 % du flux d'azote passant par le vecteur aquatique à Pontonx. Sachant que cette activité se manifeste d'avril à novembre, on peut être surpris de constater que le flux

Source : MNHN

utilisable par la végétation riveraine soit assez limité sur une année hydrologique. Il correspond à 19,2 tonnes que l'on peut comparer aux 10 803 tonnes qui passent à Dax., ce qui représente 0,17 % du flux annuel. Ce faible taux d'azote minéral repris par les ripisylves contraste avec le d'absorption des petits cours d'eau localisés à l'amont des bassins hydrographiques et pour lesquels la plus grande partie de l'azote minéral peut être repris par les bordures riveraines (COOPER A. & COOKE J. 1984). De nombreux auteurs ont ainsi montré l'efficacité des zones riveraines des petits cours d'eau dans l'absorption des nutriments et plus particulièrement celui de l'azote (DOYLE *et al.*, 1977 ; PETERJOHN & CORRELL, 1984 ; LOWRANCE *et al.*, 1984). Le temps de transit de l'eau est plus important dans les petites rivières que dans les fleuves. Ce contact prolongé entre l'eau et les bordures riveraines favoriserait les échanges ou plus précisément l'absorption des éléments dissous par les plantes. Ces bordures riveraines seraient moins actives en hiver qu'au printemps (LEE *et al.*, 1975 ; SCHWER & CLAUSEN, 1989).

CONCLUSION

Au terme de cette étude, nous constatons que ce processus de dénitrification dans le lit mineur de l'Adour est très limité en hiver puisqu'il avoisine 0,14 % de la valeur du flux azoté entrant. En été, ce processus varie considérablement car il atteint 4,4 à 11,7 % de ce flux entrant par le vecteur aquatique dans la zone d'étude. Les macrophytes présents dans le fleuve en cette saison utilisent 1,4 à 6,2 % de ce même flux. Par contre les ripisylves prélèvent pour leur croissance 0,7 à 2,6 % du flux. Ces pourcentages sont à opposer aux 75 % de l'azote minéral repris par ces bordures riveraines présentes à l'amont des réseaux hydrographiques, et pour lesquels le rapport entre les largeurs de la rivière et celles des ripisylves varie entre 0,1 et 0,5, alors que ce rapport est généralement supérieur à 1, plus à l'aval.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos vifs remerciements à Mademoiselle ROQUES, Ingénieur au CNRS (Centre d'Écologie des Systèmes Fluviaux 29 rue J. Marvig, 31055 Toulouse cedex), pour l'ensemble des analyses effectuées, à Monsieur Bernard LASSABE du Groupement Agricole de Montfort-Dax (40180 Yzosse) pour les données correrpondantes à l'amendement azoté, à Monsieur A. TRILLAUD, professeur honoraire à Pau, à Monsieur G. PAUTOU, professeur au centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier (Grenoble) à Monsieur J.J. LAZARE, directeur du centre d'écologie montagnarde de Gabas 64440, Université de Bordeaux I, pour les conseils donnés, à Monsieur K. BRIAN ASTIN, Department of Conservation Sciences Bournemouth University (Bournemouth BH12 5BB, U.K.) pour la traduction de la version abrégée ainsi qu'à Monsieur M. DUPOUY pour la réalisation des dessins techniques.

BIBLIOGRAPHIE

BAILEY, J.D. & BEAUCHAMP, E.G. 1973.– Effects of temperature on nitrate and nitrite ion reduction, nitrogenous gas production and redox potential in a saturated soil. *Canad. J. Soil Sci.*, 53, 213-218.

BEGUINET, B. & REGNACQ, Ph., 1992.– Les rivières du bassin de l'Adour : une ressource éminemment variable. *Aquadour,* 5 : 2 p.

BENOIT, P., 1987.– Vallée alluviale et dénitrification. Trib. Cebedeau 522 : 37-44.

BOWDEN, W.B., 1986.– Nitrification, nitrate reduction and nitrogen immobilization in a tidal freshwater marsh sediment. *Geology,* 67 : 88-99.

BREMNER, J.M., 1965.– Total nitrogen. *In* "Methods of soil analyses". BLACK L.A. Ed. *Agronomy,* 9 : 1149-1178.

BREMNER, J.M. & HAUCK, R.D. 1982.– Advances in methodology for research on nitrogen transformations in soils. *In* "Nitrogen in agricultural soils" STEVENSON, F.J. monograph, 22 : 467-502.

BREMNER, J.M. & SHAW, K.T. 1958.– Denitrification in soil. Factors affecting denitrification. *J. Agric. Sci.,* 51 : 40-51.

BREMNER, J.M. & YEOMANS, J.C. 1986.– Effects of nitrification inhibitors on denitrification of nitrate in soil. *Biol. Fert. Soils,* 2 : 173-179.

BRUNET, R.C., 1994.– *Rôle de la zone inondable des Barthes de l'Adour dans la rétention des matières en suspension et des nutriments.* Thèse de doctorat de l'université Paul Sabatier. Toulouse 2 vol., 93 p et 110 p.

BRYAN, B.A., 1981.– Physiology and biochemistry of denitrification. *In "denitrification, nitrification and atmosphere nitrous oxide"*. DELWICHE (ed). Wiley. Interscience publication, p.67-84.

BURESH, R.J., CASSELMAN, M.E. & PATRICK, W.M., 1980.– Nitrogen fixation in flooded soil systems, a review. Advances in *Agronomy,* 33 : 149-192.

BURFORD, J. & BREMNER, J.M., 1975.– Relationships between the denitrification capacities of soils and total water-soluble and readily decomposable soil organic matter. *Soil Biol. Biochem.,* 7 : 389-394.

CHALAMET, A., LALISSE-GRUNDMANN, G. & LENSI, R. 1987.– Facteurs de l'environnement et dénitrification dans la rhizosphère. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 24 : 419-430.

CNRS. Ministère de l'Environnement. 1991.– *Programme Interdisciplinaire de Recherches "Environnement"*. Les nitrates dans les vallées fluviales, 51 p.

COOPER, A.B. & COOKE, J.G., 1984.– Nitrate loss and transformation in 2 vegetated headwater streams. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.,* 18 : 441-450.

COUNILH, P., CANG, N.B., FAUGERE, C., ROMAIN, F., CANELLAS, J., CAPDEPUY, M. & DARGELOS, V., 1982.– Caractéristiques du limon de l'Adour. Application à la recherche de nouveaux gites. *Journal Français d'Hydrologie,* 37 : 35-55.

DE CATANZARO, J.B. & BEAUCHAMP, E.G., 1985.– The effect of some carbon substrates on denitrification rates and carbon utilization in soil. *Biol. Fert. Soil,* 1 : 183-187.

DESSERY, S. & CAVELIER, C., 1984.– Etude des flux d'azote à l'interface eau-sédiment d'un bassin de rétention (Méry-sur-Oise). *Revue française des Sciences de l'Eau,* 3 : 361-374.

DIRECTION DE L'AGRICULTURE ET DE L'ESPACE RURAL. 1991.– *Shéma d'organisation des barthes de l'adour.* Rapport final 213 p.

DOYLE R. C, STANTON G. C, WOLF D.C. 1977. Effectiveness of forest and grass buffer filters in inmpoving the water quality of mature polluted runoff. ASAE : 77-250.

Source : MNHN

FEDOROVA, R.I., MILEKHINA, E.I. & ILYUKMINA, N.I., 1973.– Possibility of using the "gas exchange" method to detect extraterrestrial life : identification of nitrogen fixing organisms. *Akad. Nauk. Izvestia ser. biol.*, 6 : 797-806.

FRITSCH, P. & DE ST BLANQUAT, G., 1985.– La pollution par les nitrates. *La Recherche,* 16 : 1106-1115.

GARCIA, J.L., 1975.– La dénitrification dans les sols. *Bulletin de l'Institut Pasteur* : 167-193.

GAYON & DUPETIT G., 1886.– Recherches sur la réduction des nitrates par les infiniments petits. *Soc. Sci. Phys. nat. Bordeaux,* série 3, 3 : 201-307.

GERMON, J.-C., 1980.– Étude quantitative de la dénitrification biologique dans le sol à l'aide de l'acétylène. I. Application à différents sols. *Ann. Microbiol.,* 131 B : 69-80.

GERMON, J.-C., POCHET, M., CHAUSSOD, R. & CATROUX, G., 1981.– Relations entre l'activité dénitrifiante potentielle et les différentes formes de carbone du sol. Colloque azote-humus. *Ass. Int. Sci. Sol., Reims* : 256-262.

GOLTERMAN, H.L., CLYMO, R.S. & OMNSTAD, M.A.M., 1978.– *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters.* IBP Handbook n° 8. Blackwell Scientific Publications. Oxford : 214p.

HILL, A.R., 1979.– Denitrification in the nitrogen budget of a river ecosystem. *Nature,* 281 : 291-292.

HILL, A.R., 1983.– Denitrification : its importance in a river draining an intensively cropped watershed. *Agriculture, Ecosystems and Environment,* 10 : 47-62.

HILL, A.R. & SANMUGADAS, K., 1985.– Denitrification rates in relation to stream sediment characteristics. *Res.,* 19 : 1579-1586.

HILL, A.R. & SHACKLETON, M., 1989.– Soil N. Mineralization and nitrification in relation to nitrogen solution chemistry in a small forested watershed. *Biogeochemistry,* 8 : 167-184.

HOWARD-WILLIAMS, C. & DOWNES, M., 1984.– Nutrient removal by streambank vegetation. Land treatment of wastes (Ed. R.J. WILCOCK). *Water and soil miscellaneous publication* n° 70. Government printer. Wellington : 409-422.

JACOBSON, S.N. & ALEXANDER, M., 1980.– Nitrate loss from soil in relation to temperature carbon source and denitrifier populations. *Soil Biol. Biochem.,* 12 : 501-505.

JANSSON, M., LEONARDSON, L. & FEJES, J., 1994.– Denitrification and nitrogen retention in a farmland stream in Southern Sweden. *Ambio,* 23 n° 6 : 326-331.

KEENEY, D.R. & NELSON, D.W., 1982.– Nitrogen. Inorganics forms. *In " Methods of soil analysis"*, Part 2, Chemical and microbiological Properties. Agronomy n° 9. 2nd ed. A.S.A. : 643-698.

LALISSE-GRUNDMANN, CORMAN, A. & CHALAMET, A., 1983.– Étude quantitative de l'effet simultané de la température et de l'humidité du sol sur la dénitrification. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 20 : 1-15.

LEE G, BENTLEY, E. & AMUNDSON, R., 1975.– *Effects of marshes on water quality. in coupling of Land and Water Systems.* Arthur D. Hasler. Springer Verlag : 105-127.

LENSI, R. & CHALAMET, A., 1979.– Relations nitrates Oxyde nitreux lors de la dénitrification dans un sol hydromorphe. *Rev. Ecol. Biol. Sol.,* 16 : 315-323.

LENSI, R. & CHALAMET, A., 1982.– Denitrification in waterlogged soils : *in situ* temperature dependant variations. *Soil Biol. Biochem.,* 14 : 51-55.

LOWRANCE R., TODD, R. & ASMUSSEN, L., 1984.– Nutrient cycling in an agricultural watershed. II. Streamflow and artificial drainage. *J. Environ. Qual.,* 13 : 27-32.

MICHOUSTINE, E.N., HAKIM, A., BAZLIEVIRCH, S.D. & LEGG, J.O. 1965.– Le processus de la dénitrification et les pertes de l'azote par le sol. Annales de l'Institut Pasteur, p. 235-247.

OBSERVATOIRE DE L'EAU ET DES PAYS DE L'ADOUR, 1991.– *Éléments d'orientation de gestion et de protection des milieux aquatiques : l'Adour, Ministère de l'Environnement et de la prévention des risques technologiques et naturels majeurs.* 99 p + annexes.

OUDIN, L.C., 1990.– Quelles méthodes de lutte contre l'eutrophisation en rivière ? *Adour-Garonne,* 45 : p 41-44.

PARKIN, T.B., 1987.– Soil microsites as a source of denitrification variability. *Soil Sci. Soc. Am. J.,* 51 : 1194-1199.

PETERJOHN, W.T. & CORRELL, D.L., 1984.– Nutrient dynamics in an agricultural watershed. Observations on the role of a riparian forest. *Ecology,* 65 : 1466-1475.

PINAY, G., 1986.– *Relations sol-nappe dans les bois riverains de la Garonne. Étude de la dénitrification.* Thèse Université Claude Bernard, Lyon I, 156p. + annexes.

PINAY, G. & LABROUE, L., 1986.– Une station d'épuration naturelle des nitrates transportés par les nappes alluviales : l'aulnaie glutineuse. *C. R. Acad. Sc. Paris,* 302, Série III, 17 : 629-632.

REDDY, K.R., SACCO, P.D. & GRAETE, D.A., 1980.– Nitrate reduction in an organic soil-water system. *J. Environ. Qual.,* 9 n° 2 : p 283-288.

REGNACQ, Ph., 1991.– La pollution par les nitrates dans le bassin de l'Adour. *Aquadour, Bulletin d'Information sur l'eau dans le Bassin de l'Adour,* 2 : 1.

SCHWER, C.B. & CLAUSEN, J.C., 1989.– Vegetative filter treatment of dairy milkhouse wastewater. *J. Environ. Qual.,* 18 : 446-451.

SMITH, M.S. & TIEDJE, J.M. 1979.– The effects of roots on soil denitrification. *Soil Sc. Soc. Amer. J.,* 49 : 951-955.

STANFORD, G., DZIENIA, S., VANDER POL, R.A., 1975.– Effect of temperature on denitrification rate in soils. *Soil sci. Soc. Amer. Proc.,* 9 : 867-870.

STRAHLER, A.N., 1957.– Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions, American geophysical Union,* 38 : 913-920.

Technicon 1976. Technicon instrument system. Technicon methods guide. Technicon. Tarrytown. New York USA.

Torre M, Rebillard J-P, Ayphassorho H, Labroue L, Helmer C.1992. Etude expérimentale de la dénitrification in situ en eaux courantes : application à la rivière Charente. Annls Limnol. 28 (3) : p 263-271.

WEISNER STEFAN, E.B, ERIKSSON PEDER, G., GRANÉLI, W. & LEONARDSON, L. 1994.– Influence of macrophytes on nitrate removal in wetlands. *Ambio,* 23. n° 6 : 363-366.

WOLDENDORP, J.W., 1963.– L'influence des plantes vivantes sur la dénitrification. *Annales de l'Institut Pasteur* : 426-433.

YOSHINARI, T., HYNES, R. & KNOWLES, R., 1977.– Acetylene inhibition of nitrous oxide reduction and measurement of denitrification and nitrogen fixation in soil. *Soil Biol. Biochem.,* 9 : 177-182.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The intensive cultivation of maize and the commercial production of poultry has led to a significant increase in the levels of mineral nitrogen found in streams and rivers. In the Department of the Landes, the river Adour has been greatly affected by this phenomenon where nitrogen concentrations have increased by a factor of 6 since 1971.

This study has evaluated the importance of denitrification in the sediments in the river bed of a section of the river Adour between

Source : MNHN

Pontonx and Dax, a distance of 25 km with only a slight gradient (0.17 %).

From August to October 1991, and in July 1992, surveys have been made of the river bed to determine the bathymetry and also the granulometric nature of the sediments in the river bed. Solid material transported during flood, events modifies considerably the granulometry of the sediments. The surveys have been performed during two periods of the year in order to determine whether the process of denitrification varied as a function of temperature. Measurements in winter involved water temperatures of about 4°C compared with about 16°C for the measurements made in summer. Furthermore, the study addressed two different aspects of the denitrification :

1) Levels of denitrification in sediments of equivalent granulometry ;

2) Levels of denitrification in sediments of a different granulometric nature found in various sectors within the zone studied, allowing determinations to be made on the three sediment types, found in this area.

Concurrently with the denitrification measurements, the entering and exiting fluxes of mineral nitrogen at Pontonx and Dax have been measured during the course of the hydrological year by bimonthly measurements and by extensive hourly and daily measurements during the two flood events of November 1991 and June 1992. Measurements were made across the axis of the river to assess the transversal variation. In total, 305 measurements of mineral nitrogen were made during the flood events and a further 130 during the bimonthly sampling. The level of nitrate has been determined by the Griess-Illosvay method, involving reduction of the nitrate to nitrite was followed by colorimetric determination. The ammonia level was determined by a calorimetric method using Indophenol blue. Knowledge of the mean concentration of mineral nitrogen and the flows permitted calculation of the entering and exiting fluxes.

Results of 17 measurements made in the winter 1991-92 indicate a relationship between the granulometry of the sediments and the level of denitrification. The denitrification level was measured by incubation of plugs of wet sediment in closed flasks in the presence of acetylyne (to inhibit the reduction of nitrous oxide produced by denitrification). The observed levels varied from 1.74ngN_2/g/h for sandy sediments to 11.26ngN_2/g/h for clay sediments. Survey measurements along the 25 km stretch of river within the zone studied indicate a constant proportion of sediment types permitting an mean value of 6.16ngN_2/g/h within this zone. The denitrification level determined in each sector of the study zone, ignoring the granulometry, gives a mean value of 6.34ngN_2/g/h. This is equivalent to a loss of 19kg/day, a very low value compared to the values of the fluxes of mineral nitrogen entering and leaving the study zone. Over the 25 km stretch of river the enrichment of the zone in terms of mineral nitrogen amounts to 2800 kg/day in February 1992, of which the loss by denitrification amounts to only 0.14 % of the entering flux. In July 1992, 8 samples showed a level of denitrification 18 times greater than the level observed in winter, this loss of mineral nitrogen is estimated to be 352,1 kg/day representing 4,9 % of entering flux at Pontonx during the summer period. During the hydrological year, the entering flux of mineral nitrogen is 10,284 tons, the loss due to denitrification is estimated at 67.7 tons, equivalent to only 0.65 % of the entering flux.

It may have been expected that the process of denitrification would have been most significant in the pools where the accumulation of fine sediments would provide a suitable anerobic environment. In fact this appears not to be the case, the largest levels of denitrification are found in sediments associated with carbohydrate material. It appears that the denitrification process varies considerably with location suggesting that the anerobic micro-sites are distributed in a heterogeneous fashion within the sediments.

Denitrification is concluded therefore to be a process of relative unimportance in the river Adour.

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (2) 1996 : 103-115

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE DES VÉGÉTATIONS EN ALPAGE : INFLUENCE DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES ET DES PRATIQUES*

André BORNARD, Philippe COZIC & Catherine BRAU-NOGUÉ

Cemagref Grenoble - Inerm - BP 76, 38402 Saint-Martin d'Hères, France

SUMMARY
(original scientific paper)

SPECIES DIVERSITY OF VEGETATIONS IN ALPINE PASTURES : INFLUENCE OF ECOLOGICAL CONDITIONS AND PRACTICES.

In the french north-occidental Alps, an agro-ecological typology of the vegetations of the dairy alpine pastures has been elaborated, based on about 200 vegetation surveys (quadrat-points method). This work analyses in terms of species diversity, the biological diversity of about twenty vegetation types from this typology which are homogeneous according to the floristic composition and the pastoral value. That diversity is estimated with three indices : the partial species richness, the Shannon diversity index, the equitability. Shannon diversity index is also expressed according to the ecological position of the surveys along each of the two axes F1, F2 of the Correspondence Analysis (CA) used to build the typology. The axes represent respectively a gradient of fertility level and a mixed gradient of hydrous conditions and altitude. The vegetation types which depend on ecological conditions in high altitude, on effects of grazing with moderate stocking density, have in general a high species diversity level. The variability of that diversity mainly depends on local ecological conditions. When these conditions are excessive (excess of water, of snow, or of nitrogen) vegetations are dominated by specialized species and the species diversity decreases. In medium ecological conditions, the moderate organic fertilization practices maintain the species diversity at a high level.

KEY WORDS : Species diversity - Vegetation typology - Mountain pastures - Ecological conditions - Pastoral practices - Alps.

RÉSUMÉ
(article original)

A partir d'une typologie agro-écologique des végétations des alpages laitiers des Alpes françaises nord-occidentales portant sur environ deux cents relevés linéaires, les auteurs analysent la diversité biologique d'une vingtaine de types de végétation homogènes en composition botanique et en valeur pastorale, en termes de diversité spécifique. Celle-ci est traduite par trois indicateurs : la richesse spécifique partielle, l'indice de Shannon, l'équitabilité. L'indice de Shannon est également représenté selon le positionnement des stations le long du gradient écologique constitué par chacun des axes F1, F2 de l'AFC ayant servi à l'élaboration de la typologie : un gradient de fertilité et un gradient combinant humidité et altitude.

Ces végétations soumises aux conditions des milieux d'altitude, au pâturage des animaux domestiques avec des charges modérées, présentent dans leur ensemble une très bonne diversité spécifique dont les variations sont fortement dépendantes des conditions écologiques stationnelles. Lorsque celles-ci sont particulièrement contraignantes (excès d'enneigement, excès d'eau, ou excès d'azote), des espèces spécialisées dominent les peuplements ce qui se traduit par une diminution de la diversité. En conditions écologiques moyennes, les pratiques modérées de fertilisation organique permettent le maintien de cette diversité spécifique à un niveau élevé.

MOTS CLÉS : Diversité spécifique - Typologie de la végétation - Pâturage de montagne - Conditions écologiques - Pratiques pastorales - Alpes.

---

* Manuscrit reçu le 12 septembre 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 8 janvier 1996.

Source : MNHN

INTRODUCTION

La montagne, espace de contrastes, est réputée pour sa grande variété de milieux, sa richesse biologique, ses paysages, qui contribuent, en interaction avec les activités humaines, à la diversité du territoire montagnard.

Les raisons avancées par de nombreux auteurs (BARBAULT, 1993 ; CHAUVET & OLIVIER, 1993 ; LEVEQUE & GLACHAN, 1992) pour montrer l'importance du maintien de la diversité biologique ou "biodiversité", sont transposables aux zones de montagne, et plus particulièrement aux pâturages d'altitude : des paysages diversifiés générant un cadre de vie agréable, des produits spécifiques de qualité, des fonctions écologiques fondamentales remplies par ces milieux, un patrimoine naturel véritable réservoir génétique.

Comment cette diversité du territoire montagnard peut-elle être analysée en termes de "biodiversité" ?

Ce concept très global, est classiquement divisé en quatre composantes (WEST, 1993 ; GALLAND, 1993 ; BARBAULT, 1993) : la diversité génétique (au sein des espèces), la diversité spécifique ou diversité des espèces, la diversité écologique (des écosystèmes), la diversité spatiale (des paysages). Dans le domaine végétal, en particulier pour ce qui concerne les milieux supraforestiers, beaucoup de travaux s'intéressent à la composition floristique des groupements végétaux en vue de leur caractérisation et de leur rattachement aux unités syntaxonomiques de la phytosociologie. Par contre, la question de la diversité et les relations entre diversité biologique et pratiques pastorales sont plus rarement abordées en montagne (DELPECH 1991 ; PEETERS 1994 ; JEANGROS, 1995 ; FLEURY, 1995).

Les travaux présentés ici ont pour objectif d'améliorer la connaissance des groupements végétaux des alpages laitiers, en s'attachant plus particulièrement à la diversité spécifique des formations herbacées. Nous tenterons notamment de montrer l'influence des conditions écologiques et des pratiques pastorales sur cet aspect de la diversité biologique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ZONE D'ÉTUDE ET CONTEXTE

Cette étude a été réalisée dans l'ensemble biogéographique des Alpes françaises Nord Occidentales (Ozenda, 1985), sur les alpages laitiers situés entre 1500-2200 m d'altitude, en majeure partie dans l'étage subalpin et la partie supérieure de l'étage montagnard et en faible proportion dans l'étage alpin (FIG. 1).

Ces travaux sur la diversité spécifique constituent un prolongement de recherches réalisées sur la caractérisation

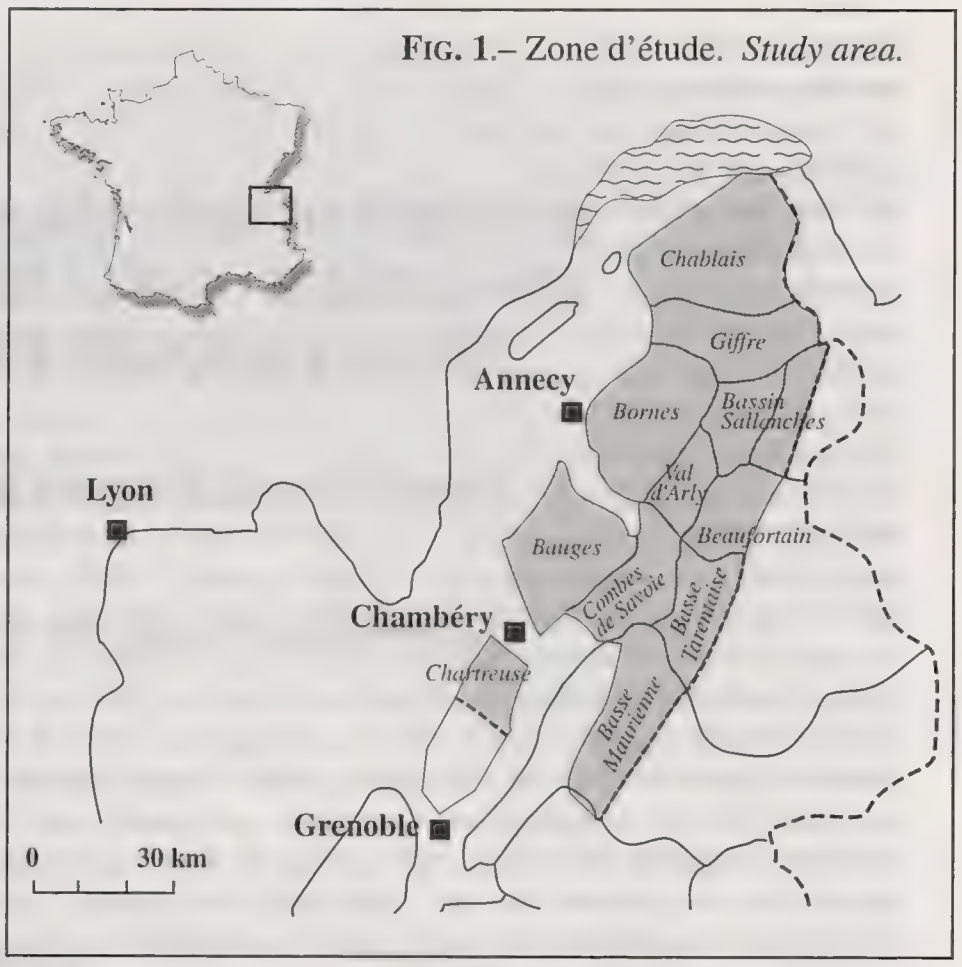


FIG. 1.– Zone d'étude. *Study area.*

des pelouses d'altitude dans une finalité écologique et pastorale, et sur l'évolution des végétations selon les milieux et les pratiques (épandage de fumier ou de lisier, fertirrigation, parcage des animaux, pâturage des animaux). Une première phase a abouti à l'élaboration d'une typologie régionale de la végétation permettant aux chercheurs et aux techniciens du développement de réaliser des diagnostics agro-écologiques stationnels (BORNARD & DUBOST, 1992). Une deuxième phase a permis de mettre en évidence les principaux facteurs d'évolution de la végétation, leurs interactions, et la vitesse des phénomènes (BORNARD & BRAU-NOGUÉ, 1994 ; BRAU-NOGUÉ, 1996).

TYPOLOGIE AGRO-ÉCOLOGIQUE RÉGIONALE DES VÉGÉTATIONS

La typologie de la végétation a été établie à partir de 220 relevés linéaires de végétation, répartis sur 7 alpages représentatifs de la région quant aux conditions de milieu et aux modes d'exploitation pastorale. Ces relevés ont été traités par analyses multivariées (AFC et CAH) dans lesquelles les variables actives sont constituées par les contributions spécifiques des 105 espèces les plus fréquentes dans l'ensemble des relevés. Les groupements végétaux ont été décrits et classés en une vingtaine de types, agrégation d'écofaciès, homogènes en composition botanique et en valeur pastorale (BORNARD & DUBOST, 1992 ; JOUGLET & JACQUIER, 1976 ; JOUGLET & COZIC, 1995) (TAB Ia et Ib).

L'analyse factorielle (FIG. 2) fait ressortir les points marquants suivants :

• Sur l'axe 1, les espèces qui ont les plus fortes contributions du côté positif, sont les espèces exigeantes en sub-

Source : MNHN

TABLEAU I a.– Composition botanique simplifiée des types de végétation des alpages laitiers des Alpes du Nord : contributions spécifiques moyennes (%) des espèces dominantes et de quelques espèces indicatrices *(d'après BORNARD & DUBOST, 1992).

Simplified botanic composition of the vegetation types on high mountain dairy cows pastures in the northern Alps : specific contributions (means) (%) of dominant species and of some indicatory species (from BORNARD & DUBOST, 1992).*

Typologie simplifiéer / Typologie détaillée	PELOUSES GRASSES Fraîches PGF1	Neutres PGN	Humides PGH	Nitro PGni	PELOUSES MOYENNES Neutres PMN	Sèches PMS_1	PMS_2	PMH_1	Humides PMH_2	PMH_3
Festuca rubra	**16,7**	**19,8**	**19,3**	**15,1**	**20,0**	**19,8**	**11,0**	**12,9**	**9,9**	**9,5**
Agrostis capillaris	**15,5**	**16,3**	**9,2**	**4,3**	**11,8**	**8,6**	**5,5**	**6,9**	**5,4**	**6,3**
Dactylis glomerata	**13,1**	3,5	2,8	–	1,2	2,5	–	1,0	1,8	4,0
Alchemilla xanthochlora	**7,1**	**3,5**	**14,7**	**9,7**	**8,2**	**3,7**	**3,3**	**7,9**	**11,7**	**5,6**
Geranium sylvaticum	**4,8**	1,2	1,8	–	1,2	–	–	1,0	2,7	**4,8**
Festuca pratensis	1,2	–	0,9	–	–	–	–	–	–	–
Phleum alpinum	–	**4,7**	**9,2**	**14,0**	**4,7**	–	–	**13,9**	**8,1**	–
Thymus serpyllum	–	**3,5**	–	–	1,2	**3,7**	**5,5**	–	–	–
Cynosurus cristatus	1,2	2,3	0,9	–	1,2	1,2	–	–	–	0,8
Deschampsia cespitosa	–	–	**10,1**	1,1	**3,5**	–	–	**13,9**	**9,9**	4,0
Rumex alpinus	1,2	–	0,9	**19,4**	–	–	–	–	0,9	–
Ranunculus acris	–	–	2,8	**9,7**	3,5	–	2,2	–	1,8	0,8
Plantago atrata	–	1,2	0,9	–	1,2	**2,5**	2,2	1,0	–	–
Phleum pratense	1,2	–	0,9	–	–	–	–	–	0,9	–
Leucanthemum vulgare	–	–	–	–	1,2	**2,5**	1,1	–	–	0,8
Nardus stricta	1,2	3,5	0,9	2,2	2,4	–	**3,3**	–	0,9	–
Chamaespartium sagittale	–	1,2	–	–	–	**2,5**	–	–	–	–
Ranunculus aconitifolius	–	–	–	–	–	–	–	2,0	**13,5**	2,4
Polygonum bistorta	–	–	0,9	–	–	–	–	–	5,4	–
Ligusticum mutellina	–	–	–	1,1	–	–	–	5,0	1,8	1,6
Carex ferruginea	–	1,2	–	–	–	–	–	2,0	–	**11,9**
Appartenance syntaxonomique (alliance)	Tp	Tp	Tp	Tp	Tp	Tp	Tp	Tp	Tp	Cf
Nombre de stations étudiées pour la diversité spécifique	25	18	15	7	20	9	16	6	9	6

Chiffres en gras : contributions spécifiques (%) des 5 espèces dominantes de chaque type.
Abréviations retenues dans le texte et les figures. **Pelouses grasses :** PGF = fraîches, PGN = neutres, PGH = humides, PGni = nitrophiles. **Pelouses moyennes :** PMN = neutres, PMS_1 = sèches calcicoles, PMS_2 = sèches acidophiles, PMH_1 , PMH_2 , PMH_3 = humides.

***Alliance :** Tp = Triseto-polygonion bistorti ; Cf = Caricion ferrugineae*
** Ce tableau simplifié ne présente qu'une partie de l'information des relevés sur les espèces.*

stances nutritives (LANDOLT, 1977) : *Festuca pratensis, Ranunculus aconitifolius, Dactylis glomerata, Geranium sylvaticum, Deschampsia cespitosa, Polygonum bistorta ;* elles s'opposent aux espèces oligotrophes du côté négatif : *Nardus stricta, Plantago alpina, Polygonum viviparum.* Cette opposition se retrouve dans les pratiques pastorales associées aux stations : du côté positif les stations reçoivent ou ont reçu des épandages de fumure organique importants, tandis que du côté négatif les stations ne sont jamais fumées et sont peu pâturées. On peut considérer que l'axe 1 représente un gradient de richesse du milieu en éléments nutritifs et oppose systématiquement les formations de milieux riches qualifiées d'un point de vue agronomique de pelouses "grasses" (coordonnées positives), aux formations des milieux pauvres et acidifiés de l'autre, pelouses dites "maigres", pelouses nivales, (coordonnées négatives).

• Sur l'axe 2, les espèces les plus contributives du côté négatif sont *Dactylis glomerata, Carlina acaulis, Thymus serpyllum*, fréquentes sur les sols secs ; du côté positif, on trouve des espèces indicatrices d'humidité (*Ranunculus aconitifolius, Deschampsia cespitosas),* ou d'un enneigement prolongé *(Plantago alpina, Ligusticum mutellina,* et dans une moindre mesure *Phleum alpinum).* Cet axe semble plus complexe : il représente une combinaison d'un gradient d'humidité et d'un gradient d'altitude, en opposant les milieux humides et élevés (coordonnées positives), aux milieux secs et bas en altitude (coordonnées négatives).

MESURES

L'information utilisée est constituée de relevés linéaires de végétation réalisés selon la méthode des points

Source : MNHN

TABLEAU I b.– Composition botanique simplifiée des types de végétation des alpages laitiers des Alpes du Nord : contributions spécifiques moyennes (%) des espèces dominantes et de quelques espèces indicatrices * (d'après BORNARD & DUBOST, 1992)
Simplified botanic composition of the vegetation types on high mountain dairy cows pastures in the northern Alps : specific contributions (means) (%) of dominant species and of some indicatory species (from BORNARD & DUBOST, 1992).*

Typologie simplifiée / *Typologie détaillée*	PELOUSES NIVALES		PELOUSES MAIGRES		ZONES HUMIDES	LANDES		
	PN_1	PN_3	Pm_1	Pm_2	ZH	*LM*	*LC*	*LG*
Plantago alpina	**11,6**	4,6	1,1	**6,8**	–	2,4	4,0	–
Festuca rubra	**9,5**	**14,9**	**8,6**	**9,6**	3,1	**8,5**	0,9	4,0
Leontodon pyrenaicus	**9,5**	4,6	**6,5**	3,4	2,0	–	–	1,0
Nardus stricta	**6,3**	3,4	**10,8**	**13,7**	2,0	**12,2**	**16,0**	**6,0**
Trifolium alpinum	**5,3**	–	1,1	1,4	–	2,4	–	–
Agrostis capillaris	2,1	2,3	5,4	4,8	4,1	2,4	4,1	–
Crepis aurea	2,1	1,1	–	4,1	1,0	–	–	–
Phleum alpinum	5,3	**8,0**	3,2	2,1	1,0	3,7	–	–
Leontodon hispidus	2,1	**6,9**	–	1,4	1,0	1,2	0,4	–
Potentilla aurea	3,2	**1,1**	–	2,1	–	**4,9**	1,2	4,0
Ranunculus acris	4,2	**5,7**	1,1	2,1	3,0	3,7	0,3	1,0
Alchemilla xanthochlora	–	**5,7**	–	**5,5**	3,1	–	0,7	1,0
Deschampsia flexuosa	2,1	1,1	**28,0**	0,7	–	**13,4**	1,3	**10,0**
Potentilla erecta	1,1	–	**8,6**	0,7	1,0	3,7	**7,0**	1,0
Ligusticum mutellina	3,2	1,1	5,4	**5,5**	1,0	–	–	–
Geum montanum	2,1	–	1,1	4,1	–	2,4	1,0	2,0
Arnica montana	–	–	1,1	0,7	–	–	–	4,0
Carex sp.	–	–	–	0,7	**14,2**	–	**5,2**	–
Geranium sylvaticum	–	1,1	–	–	–	–	–	–
Ranunculus aconitifolius	–	–	–	–	**11,2**	–	–	–
Mousses sp.	5,3	2,3	1,1	2,7	**8,2**	–	–	3,0
Caltha palustris	–	–	–	–	**6,1**	–	–	–
Deschampsia cespitosa	–	2,3	–	–	**6,1**	–	–	–
Vaccinium myrtillus	1,1	–	–	0,7	–	**9,8**	**5,4**	**9,0**
Vaccinium uliginosum	–	–	–	–	–	2,4	0,6	**4,0**
Calluna vulgaris	–	–	–	–	–	–	**24,3**	–
Anthoxanthum odoratum	–	–	2,2	0,7	–	1,2	1,0	1,0
Juniperus nana	–	–	–	–	–	–	–	**11,0**
Appartenance syntaxonomique (alliance)	Ns	Ns	Ns	Ns	C - Cd	Vp	Cg	Jn
Nombre de stations étudiées pour la diversité spécifique	8	14	11	8	6	4	3	2

Chiffres en gras : contributions spécifiques (%) des 5 espèces dominantes de chaque type.

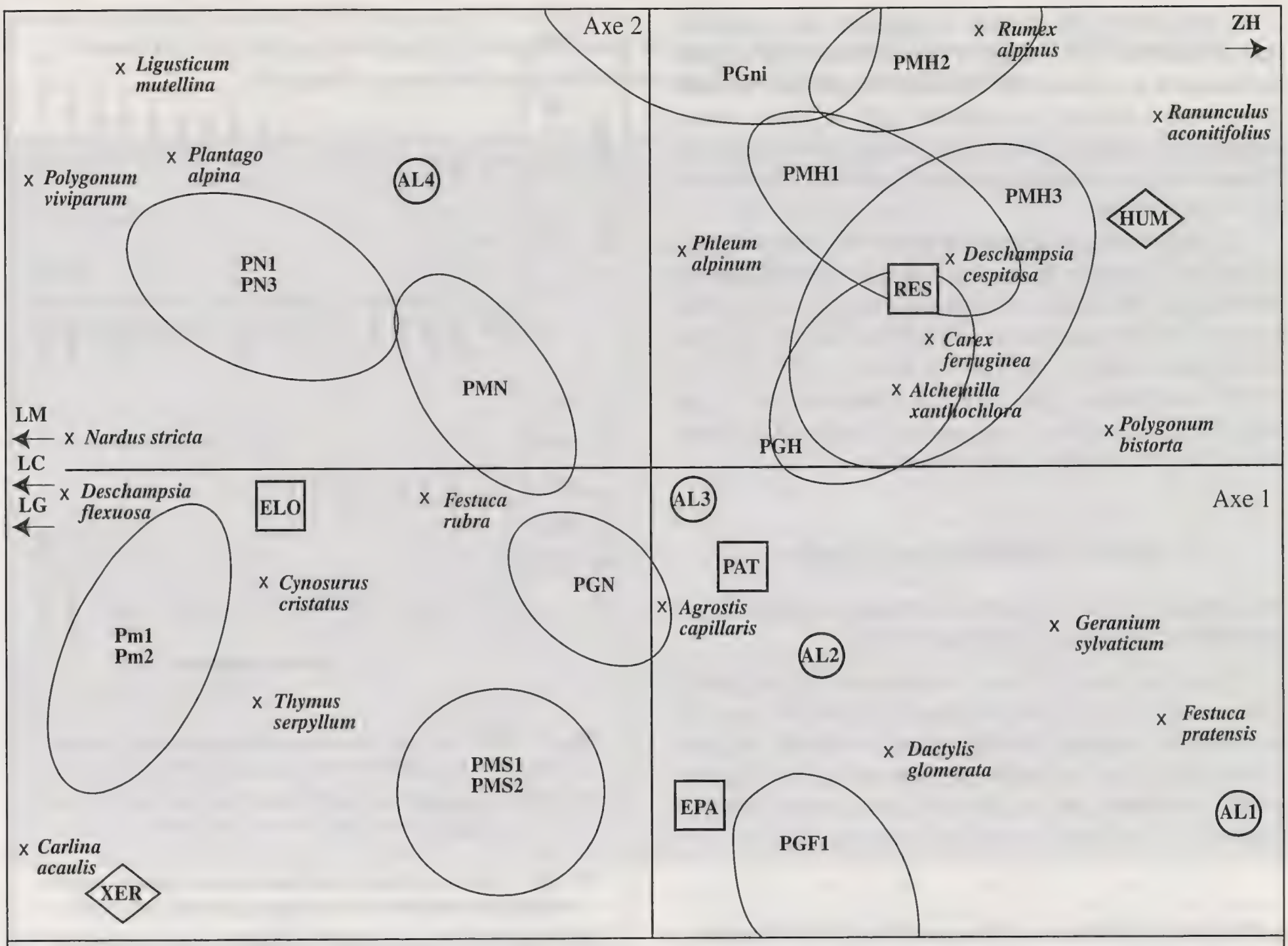
Abréviations retenues dans le texte et les figures. **Pelouses nivales :**
PN_1 = alpines, PN_3 = prénivales. **Pelouses maigres :** Pm_1, Pm_2 = acidophiles. **Zones Humides :** ZH. **Landes :** LM = à myrtille, LC = à callune, LG = à genévrier.

***Alliance** : Ns = Nardion strictae ; C = Calthion ; Cd = Caricion davallianae ; Vp = Vaccinio-piceion ; Cg = Calluno-genistion ; Jn = Juniperion nanae*
** Ce tableau simplifié ne présente qu'une partie de l'information des relevés sur les espèces.*

quadrats (50 points, le long d'une ligne de 20 m). Cette méthode qui permet d'évaluer par sondage la contribution spécifique de chaque espèce dans le peuplement ne constitue pas un décompte exhaustif de toutes les espèces dans une surface de référence (aire de base) ; elle sous-estime donc les espèces très peu représentées dans la station. Nous considérerons dans cet article que la diversité estimée est une diversité spécifique partielle. Précisons qu'il s'agit ici, dans un premier temps, de valoriser des données disponibles, des travaux ultérieurs devant compléter cette analyse par des relevés floristiques exhaustifs.

Dans ces travaux sur la diversité, l'information que nous avons retenue est celle des relevés effectués pour l'étude de la dynamique de la végétation car ces relevés

Source : MNHN



Variables supplémentaires : ❑ Pratiques pastorales : EPA : épandage actuel ou récent de fumure organique ; RES : épandage ancien de fumure organique ; PAT : sans épandage, pâturage régulier ; ELO : sans épandage, peu pâturé, éloigné ; ○ Topographie : AL_1 : < 1500 m ; AL_2 : 1500-1700 m ; AL_3 : 1700-1900 m ; Al_4 : 1900-2100 m ; ◇ Régime hydrique : HUM humide affirmée ; XER : xéricité affirmée.

FIG. 2.– Représentation simplifiée des classes retenues (types de végétation) de la partition de la CAH par rapport aux axes 1-2 de l'AFC.

Simplified representation of the classes (vegetation types) from hierarchical clustering according to the axes F1-F2 of the CA.

portent sur un échantillon plus important d'alpages et de plus ont été réalisés par le même observateur. Ils ont porté sur 187 stations réparties dans 21 alpages et dans 18 types de végétation. Le nombre de relevés par type, plus élevé pour les pelouses grasses et moyennes (TAB. Ia et Ib), s'explique à la fois par l'importance de ces formations sur le plan pastoral et par la position charnière que celles-ci occupent dans les séquences d'évolution de la végétation sous l'effet des modifications de pratiques. A l'inverse, les landes et zones humides de faible intérêt pastoral ont fait l'objet d'un nombre de relevés plus faible.

TRAITEMENT DES DONNÉES

Les données issues des relevés linéaires de végétation (nombre d'espèces présentes sur le relevé, contribution de chacune des espèces) ont été utilisées pour la construction de trois indicateurs : richesse spécifique partielle, indice de Shannon, équitabilité.

La richesse spécifique partielle a été exprimée par le nombre d'espèces (n) présentes dans le relevé.

L'indice de SHANNON, $H = - \sum p_i \log_2 p_i$ (Shannon, 1949), a été calculé avec les logarithmes de base 2, qui sont le plus souvent utilisés par les différents auteurs, et la probabilité (p_i) de rencontrer l'espèce *i* a été exprimée par la contribution spécifique de l'espèce *i*, issue du relevé linéaire. Cet indice apporte une information supplémentaire en prenant en compte la structure du peuplement par la fréquence relative (probabilité) des espèces, en favorisant de plus les espèces rares (ODUM, 1976).

Source : MNHN

L'équitabilité (R) mesure la régularité de la distribution des espèces, par le rapport (R = H/Hmax) de la diversité mesurée par l'indice de Shannon à la valeur maximale que pourrait prendre la diversité, celle-ci étant atteinte lorsque les espèces sont représentées également, soit H max = $\log_2 n$, avec n = nombre d'espèces (LEGENDRE & LEGENDRE, 1979).

Un traitement complémentaire a été fait dans l'optique d'enrichir l'analyse de la diversité par une information écologique. On a ainsi représenté l'indice de SHANNON selon le positionnement des stations le long du gradient écologique constitué par chacun des axes, F1 et F2, de l'AFC de référence ayant servi à l'élaboration de la typologie ; les 187 relevés utilisés pour ce travail ont été projetés en tant qu'individus supplémentaires.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

RICHESSE SPÉCIFIQUE PARTIELLE, INDICE DE SHANNON, ÉQUITABILITÉ PAR TYPE

L'analyse des relevés de végétation fait ressortir la présence de 322 espèces végétales différentes dans les groupements végétaux étudiés selon la méthode des relevés linéaires. Sur l'ensemble des stations, on observe une grande variabilité des valeurs tant en richesse spécifique partielle (8 à 44), qu'en indice de SHANNON (2,1 à 4,9).

TABLEAU II.– Richesse spécifique partielle, indice de Shannon et équitabilité par type de végétation par ordre croissant de "n".
Partial species richness, Shannon index and Equitability of each vegetation type, in increasing order for "n".

Type de végétation	Nombre d'espèces dans le relevé (n)	Indice de Shannon (H)	Equitabilité (R)	
	moyenne	moyenne	moyenne	écart-type
PGni	16.86	3.44	0.84	0.05
ZH	19.46	3.65	0.86	0.01
PMH1	20.00	3.66	0.84	0.03
PGH	20.80	3.64	0.84	0.04
PMH2	21.22	3.81	0.86	0.05
PN1	21.30	3.78	0.86	0.07
PN3	22.64	3.90	0.87	0.02
Pm2	23.13	3.84	0.85	0.04
L M	24.50	3.83	0.83	0.01
L C	26.00	3.79	0.80	0.02
PMS2	26.88	4.19	0.88	0.04
L G	27.00	4.27	0.90	0.01
PMN	27.20	4.17	0.88	0.03
Pm 1	27.36	4.11	0.86	0.04
PGF1	27.84	4.10	0.85	0.03
PGN	28.06	4.15	0.86	0.04
PMH3	29.00	4.29	0.88	0.02
PMS1	31.89	4.37	0.87	0.04

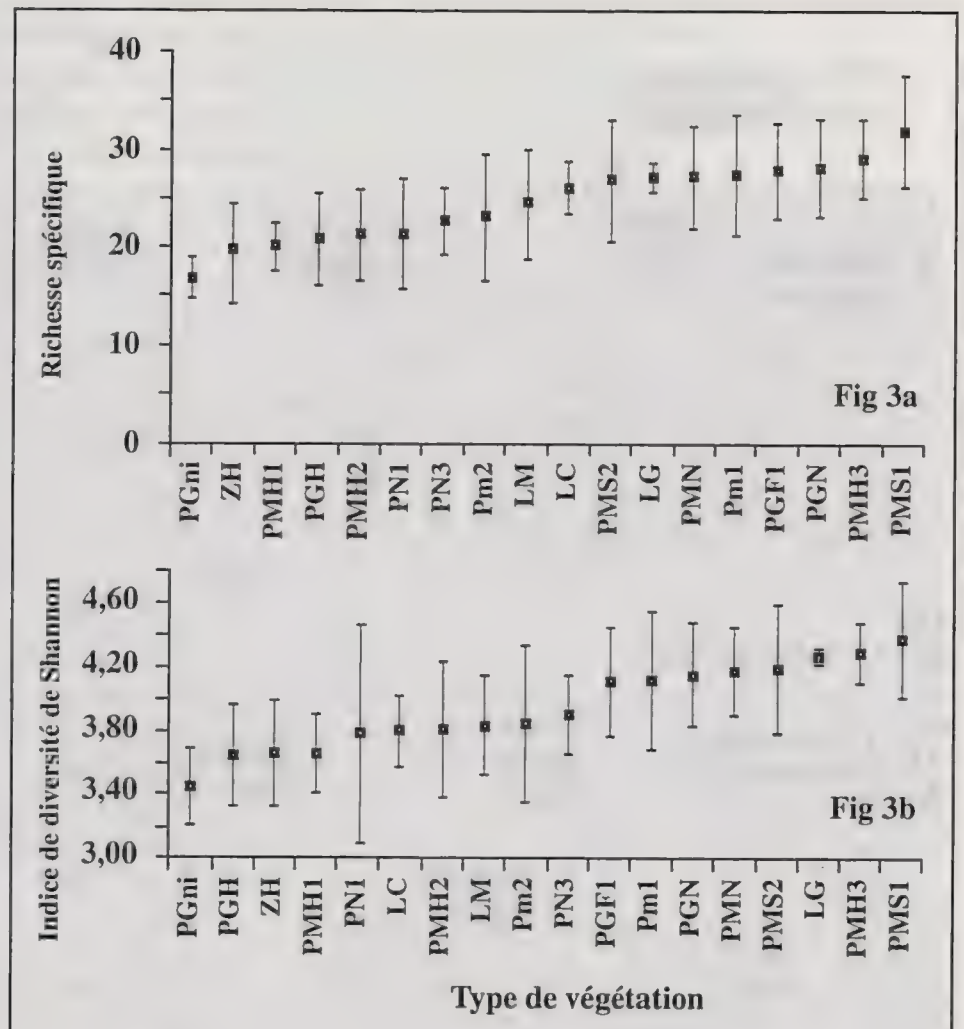


FIG. 3a.– Richesse spécifique partielle de chacun des types de végétation (moyenne et écart-type), par ordre croissant

Partial species richness of each vegetation type (average and standard deviation) in increasing order.

FIG. 3b.– Indice de diversité de Shannon pour chaque type de végétation (moyenne et écart-type), par ordre croissant.

Shannon diversity index of each vegetation type (average and standard deviation) in increasing order.

On constate une grande variabilité interne de ces indices pour chacun des types de végétation décrits précédemment avec des écarts types de l'ordre de 5 pour le nombre d'espèces, et de 0,35 pour l'indice de SHANNON (TAB. II, FIG. 3a et 3b).

Le tableau II révèle des valeurs d'équitabilité (R) élevées pour tous les types de végétation : aux environs de 0,85 avec de faibles écart-types pour chacun des groupements végétaux. On peut cependant relever la valeur particulièrement forte pour les landes à *Juniperus* (0,90) et comme valeur la plus faible celle des landes à *Calluna vulgaris* (0,80) qui s'expliquent respectivement par la bonne répartition des espèces pour les landes à *Juniperus* et la forte dominance de l'espèce ligneuse dans la lande à *Calluna*.

Par ailleurs, les pelouses nivales sont celles qui présentent l'écart type d'équitabilité le plus fort (0,07) : ceci est dû à l'existence de sous-types écologiques rassemblés ici dans le même type de végétation par simplification de la présentation. On distingue en effet au sein de cet ensemble les pelouses à *Plantago alpina* des combes et

Source : MNHN

TABLEAU III.– Comparaison des valeurs de l'indice de diversité de Shannon obtenues en différentes régions par différents auteurs.
Comparison between Shannon diversity index values from different regions and authors.

AUTEURS	MÉTHODES EMPLOYÉES	MILIEUX ÉTUDIÉS	INDICE DE SHANNON (H)
BÉDÉCARRATS, 1988	Relevés linéaires (50 points) H avec $\log_2$	Milieux revégétalisés du subalpin et de l'alpin (piste de ski)	1,2 - 3,5 (max. 4,2)
MAJCHRZAK, 1992	Relevés linéaires (50 points) H avec $\log_2$	Marais tourbeux de plaine	2,3 - 2,7
ESCUDERO & BORNARD, 1984	Relevés linéaires (50 points) H avec $\log_2$	Alpages laitiers - Alpes du Nord altitude 1600-1800 m	2,9 - 4,5
ESCUDERO & BORNARD, 1984	Relevés linéaires (50 points) + Extension aire (quadrat) 200 m^2 H avec $\log_2$	Alpages laitiers - Alpes du Nord altitude 1600-1800 m (mêmes stations que ci-dessus)	3,3 - 5,0
KENT & COKER, 1992	Aire (quadrat) H avec $\log_{10}$	Marais	1 - 1,5
MONTALVO *et al.*, 1993	Aire (quadrat = 0,04m^2) H avec $\log_2$	pâturage méditerranéen d'altitude (600-1700 m)	3,5 à 5 (max. 5,4)

des replats alpins enneigés environ 7 mois, des pelouses à *Nardus stricta* et *Trifolium alpinum* des replats à durée d'enneigement moins longue. Cette hétérogénéité du type nival entraîne de la même manière une forte variabilité de l'indice de Shannon (FIG. 3b).

Il faut être prudent pour comparer des niveaux de diversité spécifique annoncés par les différents auteurs, compte tenu des diverses méthodes employées pour inventorier les espèces. Nos valeurs ont été obtenues par la méthode des points-quadrats et sous-estiment donc le nombre d'espèces par rapport aux relevés floristiques exhaustifs par unité de surface (aire de base) ; par contre cette méthode permet une estimation rigoureuse des contributions spécifiques (assimilées aux probabilités p_i). Les travaux de DAGET & POISSONET (1969) ainsi que les comparaisons que nous avons faites sur nos formations végétales selon les deux méthodes, estiment à environ deux tiers de la totalité des espèces de l'aire de base les valeurs obtenues par le relevé linéaire. On peut donc conclure que les pelouses d'alpages laitiers ont un niveau de diversité spécifique élevé d'autant plus que les valeurs calculées ici sous-estiment ce paramètre de 20 à 30 %.

Pour la comparaison de l'indice de SHANNON, ici encore, il faut être vigilant sur le plan méthodologique compte tenu du fait que tous les auteurs n'utilisent pas la même base de logarithme pour le calcul de l'indice, et que la non prise en compte des espèces peu fréquentes par le relevé linéaire minimalise, par ailleurs, les valeurs obtenues. Les valeurs obtenues avec le logarithme de base 2, comparées aux références de la bibliographie nous permettent de dire que nos pelouses présentent un indice de diversité spécifique élevé (TAB. III).

RELATIONS INDICE DE SHANNON - RICHESSE SPÉCIFIQUE PARTIELLE

Sur l'ensemble des stations, il existe une forte corrélation entre ces 2 expressions de la diversité (r = 0,906). Ceci résulte de la construction de l'indice de Shannon mais également de valeurs semblables d'équitabilité dans les peuplements concernés.

Dans la suite de l'analyse, compte tenu de cette forte corrélation trouvée entre les deux indicateurs nous présenterons uniquement les résultats obtenus avec l'indice de Shannon qui intègre la structure du peuplement.

La figure 4 exprime aussi la bonne liaison (r = 0,94) existant entre le nombre d'espèces et l'indice de Shannon calculés à partir des valeurs moyennes pour chacun des types de végétation.

Source : MNHN

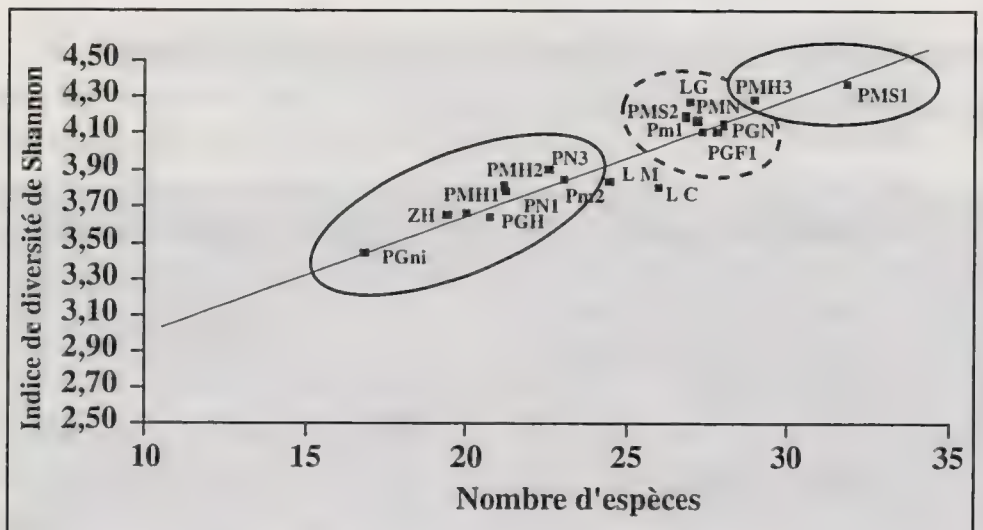


FIG. 4.– Positionnement des types de végétation le long de la régression linéaire entre richesse spécifique partielle et l'indice de diversité de Shannon calculée sur les moyennes par type.
Position of the vegetation types along the linear regression between partial species richness and Shannon diversity index calculated with average of each type.

On trouve, ordonnés le long de la droite de régression :

• les pelouses à fortes contraintes hydriques, nivales et azotées,

• les landes à *Vaccinium myrtillus* et *Calluna vulgaris*,

• les pelouses grasses, moyennes et maigres acidophiles de versant,

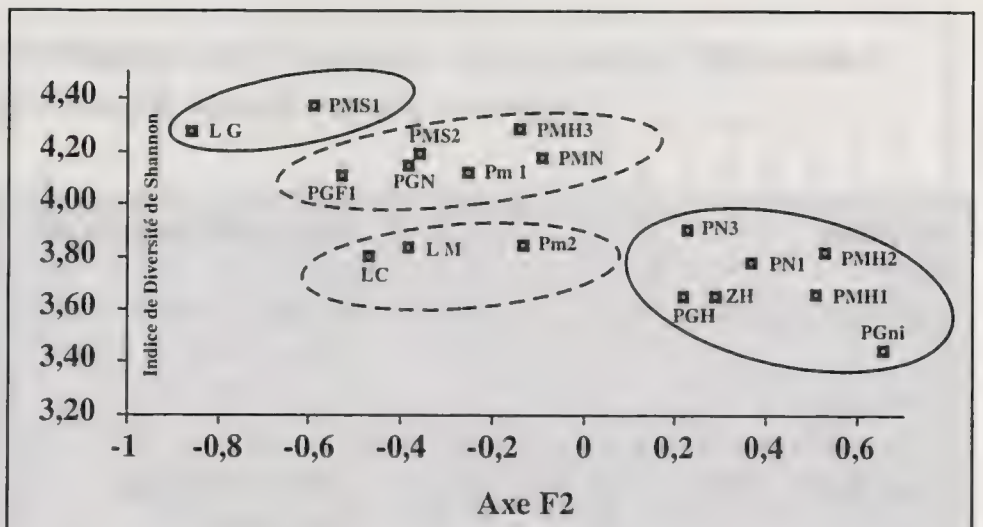
• les pelouses moyennes calcicoles, soit les pelouses recevant des suintements d'eau d'amonts calcaires, soit les pelouses sèches sur sol superficiel.

Notons les cas particuliers d'une part, des landes à *Vaccinium* et des landes à *Calluna* fortement dominées par les espèces ligneuses (30 à 40 %), se reproduisant notamment par clonage, qui se situent au-dessous de la droite de régression et d'autre part, des landes à *Juniperus* situées au-dessus de la droite de régression qui présentent une bonne répartition de l'ensemble des espèces (lande ouverte avec 5 % de *Juniperus* se reproduisant surtout par graine).

CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

La représentation de l'indice de Shannon selon l'ordonnancement des stations le long de chacun des deux axes F1 et F2 de l'analyse factorielle de référence (FIG. 5a et 5b), complète l'analyse de la diversité spécifique par une information écologique.

La répartition des valeurs de l'indice de SHANNON est plus tranchée le long de l'axe F2, qui représente un gradient combinant le régime hydrique et l'altitude. Cette représentation (FIG. 5a) sépare :



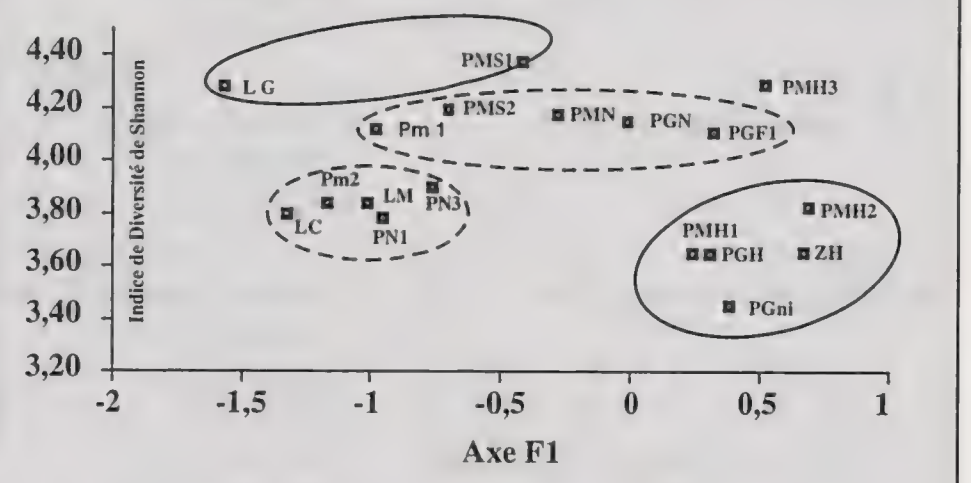


FIG. 5a.– Indice de diversité de SHANNON et positionnement des types de végétation le long du gradient écologique constitué par l'axe F2 de l'AFC.
Shannon diversity index and position of the vegetation types along the ecological gradient F2 axis of CA.

FIG. 5b.– Indice de diversité de Shannon et positionnement des types de végétation le long du gradient écologique constitué par l'axe F1 de l'AFC.
Shannon diversity index and position of the vegetation types along the ecological gradient F1 axis of CA.

* du côté positif, les végétations à indice de SHANNON relativement faible, qui correspondent à des peuplements soumis à des excès d'eau, d'enneigement ou d'azote :

• excès d'eau temporaires ou permanents : pelouses grasses humides à *Deschampsia cespistosa* (PGH), pelouses moyennes humides à *Deschampsia cespistosa* (PMH1), pelouses moyennes humides à *Ranunculus aconitifolius* et *Deschampsia cespistosa* (PMH2) et Zones humides ou marécages à *Carex sp.*, *Molinia coerulea*, *Caltha palustris* (ZH),

• enneigement prolongé : pelouses nivales d'altitude à *Plantago alpina* et autres plantes à rosette (PN1),

• excès de fumure organique : les pelouses grasses nitrophiles à *Rumex alpinus* (PGni).

* à l'opposé, du côté négatif, des formations végétales à fort indice de Shannon correspondant à des milieux xérophiles :

Source : MNHN

• pelouses sèches *calcicoles* (PMS1),

• landes à *Juniperus* (LG).

* Entre ces deux extrêmes, on distingue deux ensembles : d'une part des landes à *Vaccinium myrtillus* (LM), des landes à *Calluna vulgaris* (LC) et des pelouses maigres à *Nardus stricta* (Pm2) de plateaux d'altitude longtemps enneigés pour lesquelles l'indice de Shannon conserve une valeur moyenne ; d'autre part un deuxième groupe constitué des pelouses grasses, des pelouses moyennes et maigres acidophiles de versant où l'indice est supérieur à 4. Enfin, on note le cas particulier des pelouses moyennes humides calcicoles (PMH3) à *Carex ferruginea* qui présentent un des plus forts indices de SHANNON, elles correspondent à des versants assez pentus (40 % à 60 %), toujours dominés par des amonts calcaires, dont les sols sont humidifiés constamment par des suintements d'eau enrichie de carbonates, sans aucune hydromorphie car installés sur éboulis fins très filtrants.

Par rapport à l'axe F1 (FIG. 5b), qui dépend principalement du niveau de fertilité, on retrouve l'opposition trouvée sur l'axe F2 entre formations humides ou nitrophiles et formations xérophiles ; il s'y s'ajoute une opposition intermédiaire entre :

• les peuplements acidophiles à indice de Shannon de valeur moyenne : landes à *Calluna vulgaris* (LC) ou landes à *Vaccinium myrtillus* (LM), pelouses maigres acidophiles de plateaux à *Nardus Stricta* et les pelouses nivales, en partie négative de l'axe F1,

• les pelouses grasses en partie positive de l'axe F1 correspondant à des indices de Shannon plus élevés.

Dans la façon dont s'élabore la diversité au travers de l'agencement des différentes espèces, on peut noter :

• d'une part, que les peuplements installés sur milieux calcicoles (PMS1) ont une forte diversité spécifique. Celle-ci résulte principalement de l'agencement équilibré de nombreuses espèces adaptées à une faible disponibilité d'éléments minéraux mais en conditions de pH élevées (réserves carbonatées) (MAUBERT & DUTOIT, 1995). Ce type de pelouses dans plusieurs régions de montagne en Europe, fait d'ailleurs l'objet, en raison de cette richesse spécifique, de mesures de protection. Citons l'exemple Suisse pour le maintien des prairies riches en espèces (JEANGROS *et al.,* 1991), et l'exemple français de l'application des mesures agri-environnementales "Article 19" dans certaines régions comme le Vercors.

• d'autre part, que les peuplements installés sur des milieux à fortes contraintes liées à la haute altitude (pelouses nivales, PN1, PN3) ont à l'opposé une diversité plus faible. Lorsque les conditions de milieu sont particulièrement sévères le peuplement se limite majoritairement à une flore spécialisée alpine.

• enfin, que les situations d'excès d'eau permanent se traduisent par des peuplements majoritairement composés d'espèces spécialisées des milieux hydromorphes et de diversité relativement faible. On retrouve en altitude des valeurs de diversité spécifique équivalentes à celles trouvées en milieu humide de plaine (MAJCHRZAK, 1992).

Par ailleurs, les valeurs élevées de diversité spécifique généralement constatées sur ces pelouses et landes sont de plus obtenues avec un nombre important d'espèces caractéristiques des milieux d'altitude : une soixantaine d'espèces recensées sur l'ensemble des 322 espèces totales n'existent qu'au dessus de 1000 mètres (TAB. IV). Ces

Tableau IV.– Espèces spécifiques des milieux supérieurs à 1000 mètres d'altitude présentes dans les pelouses et landes des Alpes du nord.

Specific species of vegetations above 1000 m present in grasslands and moors in northern french Alps.

Adenostyles alliariae	*Crepis aurea*	*Leontodon montanus*	*Potentilla crantzi*
Alchemilla alpina	*Crepis paludosa*	*Leucanthemopsis alpina*	*Potentilla grandiflora*
Alchemilla glaucescens	*Euphrasia hirtella*	*Ligusticum mutellina*	*Pulsatilla alpina*
Alchemilla hoppeana	*Euphrasia minima*	*Luzula alpinopilosa*	*Ranunculus aconitifolius*
Alchemilla pentaphyllea	*Festuca violacea*	*Luzula nutans*	*Rhododendron ferrugineum*
Alnus viridis	*Gentiana punctata*	*Luzula spicata*	*Sagina glabra*
Anemone narcissiflora	*Gentiana purpurea*	*Melampyrum pratense*	*Salix herbacea*
Arabis corymbiflora	*Geum montanum*	*Meum athamanticum*	*Salix retusa*
Athyrium distentifolium	*Hedysarum hedisaroides*	*Myosotis alpestris*	*Senecio doronicum*
Avenula versicolor	*Helianthemum grandiflorum*	*Peucedanum ostruthium*	*Trifolium alpinum*
Bartsia alpina	*Helianthemum nummularium*	*Phleum alpinum*	*Trifolium badium*
Campanula scheuchzeri	*Hieracium glaciale*	*Plantago alpina*	*Trifolium thalii*
Carex ferruginea	*Homogyne alpina*	*Plantago atrata*	*Veronica allionii*
Carex foetida	*Juncus alpinus*	*Poa alpina*	*Veronica alpina*
Carex sempervirens	*Juniperus nana*	*Poa chaixii*	*Vicia silvatica*
Cerastium cerastoides	*Laserpitium halleri*	*Potentilla aurea*	*Viola calcarata*

Source : MNHN

espèces d'altitude sont en effet adaptées à des conditions écologiques très tranchées : enneigement prolongé, période de végétation courte, fort contraste thermique jour-nuit, fort rayonnement lumineux. Ainsi, à la notion de diversité structurelle se rajoute ici la notion de rareté des espèces et des peuplements (WEST, 1993).

Enfin, les valeurs élevées de diversité spécifique résultent de nombreuses combinaisons entre les espèces végétales qui dépendent de la dynamique des populations et des conditions écologiques stationnelles. Celles-ci sont elles-mêmes très variées et présentent une grande hétérogénéité de répartition sur ces espaces. Ceci aboutit à une mosaïque de faciès qui participe ainsi à la création d'une forte diversité écologique spatiale.

PRATIQUES PASTORALES ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Les pratiques pastorales appliquées sur les pelouses de la région étudiée jouent fortement sur le niveau de fertilité des sols d'alpage qui apparaît lui-même comme le principal facteur d'évolution de la végétation (BORNARD & BRAU-NOGUÉ, 1994).

La même valeur de l'indice de SHANNON (4,10) obtenu pour les différents types PGF, PGN, PMN, Pm qui se succèdent le long d'un gradient de fertilité lié aux pratiques (FIG. 5b) nous permet de dire que sur ces milieux, les pratiques agro-pastorales en usage ont contribué au maintien d'une bonne diversité spécifique. Ce résultat est à resituer par rapport à un certain nombre de conditions qui ont prévalu :

- le degré d'intensification des pratiques reste modéré (de 40 à 100 journées de pâturage de vaches laitières/ha, fertilisation organique de l'ordre de 10 t/ha tous les deux ans).
- les pratiques sont appliquées de longue date (plus de 10 ans) en chacun des sites étudiés,
- la dynamique d'évolution de la végétation en cas d'allégement ou abandon de pratiques est lente (évolution lente de la fertilité, de 30 à 50 ans),

Ainsi, le maintien de la diversité spécifique à un niveau élevé est en particulier dû à une dynamique lente de la végétation, liée à la lenteur d'évolution de la fertilité compte tenu du caractère modéré des pratiques et de leur relative stabilité.

Au-delà du gradient évoqué précédemment, dans les situations où l'on observe une concentration des restitutions organiques sur des espaces restreints (aval des étables, reposoirs des animaux), la diversité chute du fait de l'envahissement du peuplement par quelques espèces nitrophiles, en particulier *Rumex alpinus* (pelouses grasses nitrophiles, PGni).

Cet ensemble de caractéristiques attachées aux résultats présentés montre la nécessité de bien préciser dans les travaux la nature des milieux, les gradients étudiés, le niveau d'artificialisation, la vitesse des phénomènes d'évolution de la végétation.

Il n'est pas étonnant que les résultats obtenus ici, diffèrent sur ces indicateurs de diversité spécifique, de ceux de BALENT (1991) en situation post-culturale de fond de vallée, ou de ceux de DELPECH (1991) sur des sites expérimentaux des étages collinéen, subalpin ou alpin sur lesquels on analyse les effets à court terme (4 à 10 ans) d'une fertilisation minérale.

PRODUCTIVITÉ DES MILIEUX ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Lorsque l'on considère l'ensemble des peuplements, il n'apparaît aucune liaison entre diversité spécifique et productivité (matière sèche en kg/ha) (r = 0,09). La grande hétérogénéité des conditions écologiques et des pratiques pastorales se traduit par des processus d'élaboration de la phytomasse aérienne et de constitution de la diversité spécifique différents selon les situations.

Cependant, il ressort de la figure 6 :

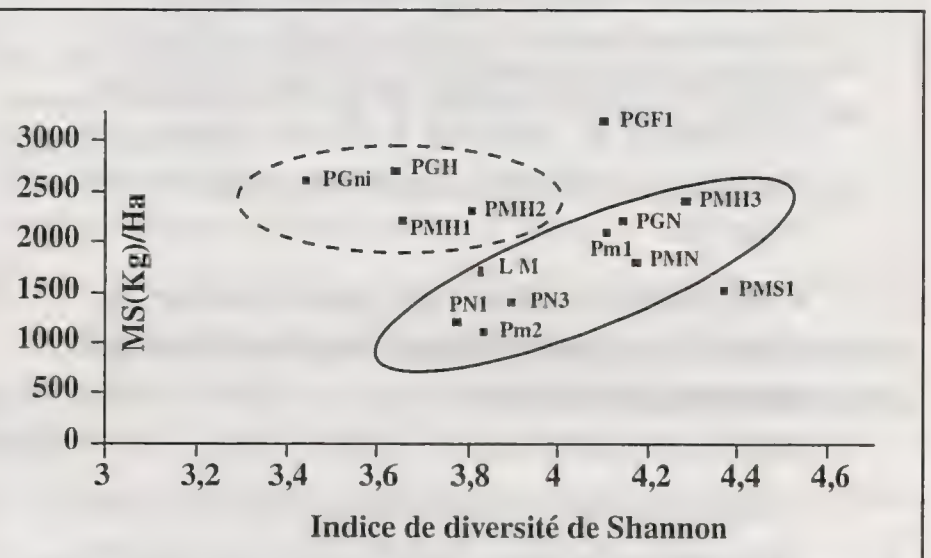


FIG. 6.– Diversité spécifique (indice de Shannon) et productivité pour chacun des types (valeurs moyennes).

Species diversity (Shannon index) and productivity for each vegetation type (averages values).

- un premier groupe caractérisé par une productivité importante et un faible indice de SHANNON. Il s'agit des pelouses humides (PGH-PMH1-PMH2) et des pelouses nitrophiles (PGni). Ces formations bénéficient de facteurs favorables à la production de phytomasse (2,2 à 2,7 t MS/ha) mais l'excès de ces facteurs donne une part prépondérante aux espèces spécialisées (*Deschampsia cespitosa, Alchemilla xanthochlora*) à fort pouvoir compétitif, ce qui se traduit par une diversité faible (richesse spécifique partielle : 17 à 21 espèces, indice de SHANNON : 3,4 à 3,8).

Source : MNHN

• les pelouses moyennes sèches calcicoles (PMS1), de faible productivité et présentant une forte diversité. Dans ces milieux les conditions d'alimentation en eau limitent la production de phytomasse (1,5 t MS/ha), et en conditions de pH élevé (apports carbonatés) de nombreuses espèces adaptées à la faible disponibilité d'éléments minéraux permettent une forte diversité (richesse spécifique partielle : 32 espèces, indice de Shannon : 4,37).

• en dehors de ces deux cas extrêmes, pour les autres types de végétation on observe une augmentation de productivité pondérale corrélativement à l'augmentation de diversité spécifique (r = 0,72 avec PGF1, r = 0,89 sans PGF1). Pour les types LC, LG, ZH et PMH2 l'analyse de la relation productivité-diversité n'a pu être faite faute de données sur la production annuelle de phytomasse.

Notons que les valeurs qui ont permis d'établir cette régression linéaire sont situées en dessous de 2,5 t/ha de matière sèche (FIG. 6), à l'exception des pelouses grasses fraîches (PGF1), et que cela correspond bien à la phase ascendante de la courbe de diversité optimum de Grime (1979) ou de VERMEER & BERENDSE (1983). Les pelouses grasses fraîches, enrichies par l'azote des fumures organiques, se démarquent de la droite de régression, en atteignant une valeur plus élevée de 3,2 t MS/ha, sans que pour autant il y ait augmentation corrélative du nombre d'espèces ni de l'indice de SHANNON ; peut-être s'agit-il du niveau optimum de la liaison biomasse-diversité en altitude, hors conditions écologiques extrêmes. Rappelons que GRIME (1979), VERMEER & BERENDSE (1983) ont trouvé dans leurs milieux respectifs (des pâturages extensifs aux prairies de fauche intensives nord-européennes pour le premier, prairies humides et marécages pour les seconds) que cet optimum se situait entre 4 et 5 t de MS/ha.

VALEUR PASTORALE ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Si l'on considère l'ensemble des types de végétation, il n'apparaît pas de liaison entre diversité spécifique et Valeur Pastorale (FIG. 7) compte tenu des effets combinés de conditions écologiques variées et d'une palette de pratiques de fertilisation organique.

On peut cependant observer que pour les pelouses fertilisées de manière régulière et de longue date (PGN, PGF1, PGH, PGni) qui correspondent aux valeurs pastorales les plus fortes, des conditions d'excès d'azote (PGni) ou des conditions d'excès temporaire d'eau (PGH) entraînent, par le développement respectif de *Rumex alpinus* et de *Deschampsia cespitosa*, à la fois une diminution de valeur pastorale et une diminution de l'indice de Shannon. On trouve d'ailleurs pour ces pelouses une bonne corrélation entre indice de SHANNON et Valeur Pastorale (r = 0,90).

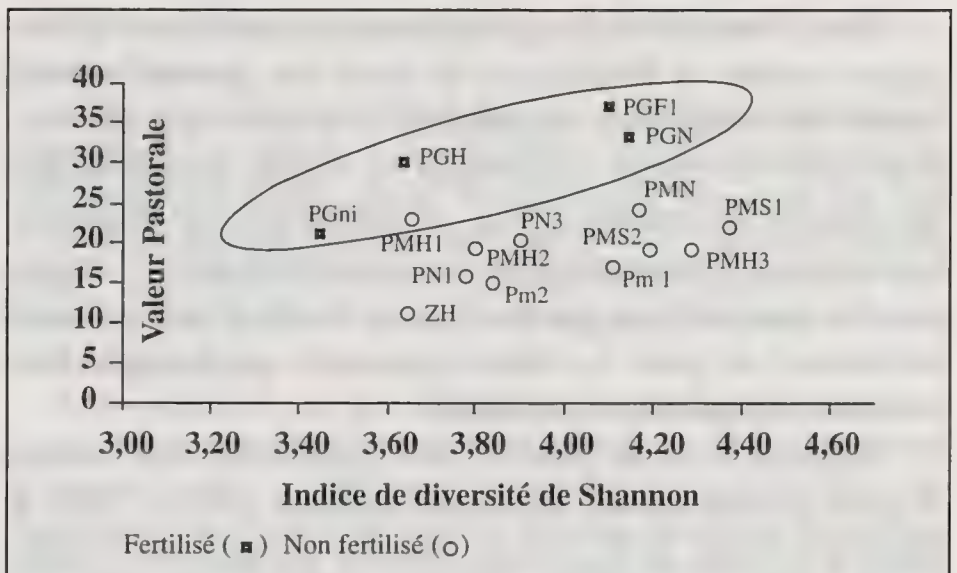


FIG. 7.– Diversité spécifique (indice de Shannon) et valeur pastorale pour chacun des types (valeurs moyennes).
Species diversity (Shannon index) and pastoral value for each vegetation type (average values).

CONCLUSION

Lorsque l'on aborde l'analyse de la diversité spécifique, si l'on veut pouvoir réaliser des comparaisons entre différents travaux il est indispensable, compte tenu de la diversité des méthodes et des milieux, de bien préciser, d'une part le type de mesures réalisées sur les peuplements, les unités écologiques retenues, et d'autre part le niveau d'anthropisation, les gradients considérés, la vitesse des processus en jeu.

Les différents types agro-écologiques de végétation identifiés sur les alpages laitiers des Alpes du Nord qui sont des peuplements soumis aux conditions des milieux d'altitude, au pâturage des animaux domestiques avec des charges modérées, présentent dans leur ensemble une très bonne diversité spécifique.

La diversité spécifique est très influencée par les conditions écologiques stationnelles. Lorsque celles-ci sont particulièrement contraignantes (excès d'enneigement, excès d'eau), des espèces spécialisées dominent les peuplements ce qui se traduit par une diminution de la diversité.

En conditions écologiques moyennes, pour améliorer la productivité ainsi que la valeur pastorale et permettre une production de lait intéressante (de 10 à 20 kg de lait/vache/jour pendant la saison d'alpage), les végétations ont fait l'objet dans le passé et encore actuellement de pratiques modérées de fertilisation organique. L'effet combiné de ces pratiques de fertilisation et de pâturage et des conditions écologiques ont contribué au maintien d'un niveau élevé de diversité spécifique. Ceci est en particulier dû à une dynamique lente de la végétation, liée à la lenteur d'évolution de la fertilité compte tenu du caractère modéré des pratiques et de leur relative stabilité. Par contre, la dégradation des pratiques de restitutions organiques qui engendre un excès d'azote aboutit localement à des végétations de diversité spécifique plus faible.

Source : MNHN

Pour l'ensemble des peuplements en situations écologiques variées et bénéficiant de toute une gamme de modalités de restitutions organiques, il n'existe pas de relation entre diversité spécifique et valeur agronomique (production de matière sèche, ou valeur pour le pâturage). Cette liaison n'apparaît pour la productivité que si l'on exclut les cas extrêmes (excès d'azote, excès d'eau, pelouses calcicoles) et pour la valeur pastorale que lorsque l'on considère les pelouses fertilisées.

Comme il est de plus en plus signalé dans les travaux récents portant sur de nombreux milieux (WEST, 1993 & KENT & COKER, 1992), on ne retrouve pas pour les végétations des alpages laitiers des Alpes du Nord de relation entre diversité spécifique et stabilité. En effet, ces végétations pâturées d'altitude sont souvent très adaptées aux conditions écologiques stationnelles et présentent une grande stabilité. Lorsque des pratiques modérées de fertilisation organique sont appliquées, compte tenu de la lenteur d'évolution de la fertilité, la composition botanique de ces végétations peut être considérée comme en équilibre avec les conditions de milieu et de fertilité et donc comme stable à l'échelle d'une décennie. Ces peuplements présentent donc tous un caractère de stabilité, alors qu'ils peuvent avoir des diversités spécifiques variables selon la rigueur des conditions écologiques stationnelles.

Ces travaux peuvent être poursuivis dans trois directions : d'une part en termes de diversité spécifique totale à partir de listes floristiques complètes, d'autre part en termes de diversité écologique approchée par la diversité factorielle : mesure de la dispersion des espèces d'un relevé le long d'un gradient écologique exprimé par chacun des axes d'une analyse factorielle des correspondances (CHESSEL *et al.,* 1982). Enfin le concept de diversité spatiale pourrait être abordé par le traitement de l'information cartographique déjà disponible sur les types de végétation et par l'analyse d'images satellitaires des alpages de cette région.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée à partir des travaux menés et financés dans le cadre du Programme de Recherche-Développement du GIS Alpes du Nord (SUACI, 11, Rue Métropole, F-73000 Chambéry). L'analyse des données et les illustrations ont bénéficié du concours de Cl. BERNARD-BRUNET Assistant-Ingénieur (Cemagref-Inerm).

BIBLIOGRAPHIE

BALENT, G., 1991.– Construction of a reference frame for studing changes in species composition in grasslands : the example of an old-field succession. *Options Méditerranéennes*, Série séminaires 15 : 73-81.

BARBAULT, R., 1993.– Une approche écologique de la biodiversité. *Natures-Sciences-Sociétés*, 1 : 322-329.

BEDECARRATS, A., 1988.– *Les peuplements végétaux issus de l'ensemencement des pistes de ski dans les Alpes du Nord : Structure et dynamique*. Thèse 3e cycle, Université I Grenoble : 150 p.

BORNARD, A. & DUBOST, M., 1992.– Diagnostic agro-écologique de la végétation des alpages laitiers des Alpes du nord humides : établissement et utilisation d'une typologie simplifiée. *Agronomie,* 12-8 : 581-599.

BORNARD, A. & BRAU-NOGUÉ, C., 1994.– Les pratiques de fertilisation organique en alpages laitiers des Alpes du nord : influence sur la qualité et l'évolution de la végétation, *Fourrages,* 189 : 367-374.

BRAU-NOGUÉ, C., 1996.– *Dynamique des pelouses d'alpages laitiers des Alpes du nord externes*. Thèse Université J. FOURIER Grenoble, 187p.

CHAUVET, M. & OLIVIER, L., 1993.– *La biodiversité enjeu planétaire* Ed. Sang de la terre : 413 p.

CHESSEL, D., LEBRETON, J.D. & PRODON, R., 1982.– Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 295 : série 3, 83-88.

DAGET, PH. & POISSONET, J., 1969.– *Analyse Phytologique des prairies. Applications agronomiques.* Ed. Cnrs-Cepe Montpellier, doc : 48, 67 p.

DELPECH, R., 1991.– Effets d'une eutrophisation du sol sur la dynamique de populations végétales et la diversité spécifique de communautés herbacées, Résultats expérimentaux. *Actes du 5e Colloque de l'A.F.I.E : L'écologie en France. Des recherches aux applications : Vers de nouvelles perspectives* (Lyon 1989), A.F.I.E./Minist. de l'Environnement : 151-170.

ESCUDERO, A. & BORNARD, A., 1984.– *Les groupements végétaux de l'alpage de Lens (Chablais)*. Cemagref-Inerm, Grenoble, doc ronéoté : 10 p.

FLEURY, Ph., 1995.– Les différentes composantes de la biodiversité dans les prairies : diversité intraspécifique, diversité spécifique et diversité fonctionnelle ; exemples dans les Alpes du nord françaises. *Colloque : biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux*, Metz, juin 1995 : 1 p.

GALLAND, J.-P., 1993.– Le ministère de l'environnement et la diversité biologique. *La Biodiversité,* Engref, Paris : 62-66.

GRIME, J.-P., 1979.– *Plant strategies and Vegetation processes*. Wiley, London : 222 p.

JEANGROS, B., TROXLER, J. & SCHMID, W., 1991.– Prairies de Suisse riches en espèces : description et rendement. *Revue suisse agri.,* 23 : 26-35.

JEANGROS, B., 1995.– Diversité floristique et gestion des prairies en Suisse. *Colloque : biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux*, Metz, juin 1995, 1p.

JOUGLET, J.-P. & JACQUIER, C., 1976.– Recherches sur les écosystèmes montagnards. Méthode d'analyse globale et quantitative-Application à la productivité des pâturages de haute altitude, *Ed. Cemagref-Inerm Grenoble :* n° 98, 405p.

JOUGLET, J.-P. & COZIC, Ph., 1995.– Typologies et cartographies phyto-écologiques adaptées à la gestion des unités pastorales d'altitude. *Colloque : quelles typologies, quelles cartographies pour la gestion des milieux naturels*, Saint Etienne, novembre 1995 : 10 p.

KENT, M. & COKER, P., 1992.– *Vegetation description and analysis : a pratical approach*. Belhaven Press, London : 363 p.

LANDOLT, E., 1977.– *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich : 208 p.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1979.– *Ecologie numérique. Le*

Source : MNHN

traitement multiple des données écologiques. Masson, Paris : 197 p.

LEVÊQUE, F. & GLACHANT, M., 1992.– Diversité biologique. La gestion mondiale des ressources vivantes. *La Recherche*, 239 : 114-123.

MAJCHRZAK, Y., 1992.– *Evolution des communautés végétales de marais tourbeux soumises au pâturage de bovins et d'équins*. Thèse, Université Grenoble I : 220 p.

MAUBERT, PH. & DUTOIT, T., 1995.– *Connaître et gérer les pelouses calcicoles*. Atelier technique des espaces naturels, Montpellier : 65 p.

MONTALVO, J., CASADO, M.A., LEVASSOR, C. & PINEDA, F.D., 1993.– Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of vegetation Science,* 4 : 213-222.

ODUM, E.P., 1976.– *Ecologie*. Doin, Paris : 254 p.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris, 330 p.

PEETERS, A., 1994.– *Réflexions générales sur la biodiversité des prairies de montagne*. Mountain grassland : biodiversity and agricultural value, 8th meeting of the FAO working group for mountain pasture, August 1994, Beitostolen, Norway : 10 p.

SHANNON, C.E., 1949.– *The mathematical theory of communication*. Université Illinois Press, Urbana : 29-125.

VERMEER, J.G. & BERENDSE, F., 1983.– The relationship between nutrient availability, shoot biomass and species richness in grassland and wetland communities. *Vegetatio,* 53 : 121,-126.

WEST, N.E., 1993.– Biodiversity of rangelands. *Journal of range management,* 46 : 2-13.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

In the french north-occidental Alps, an agro-ecological typology of the vegetations of the dairy alpine pastures has been elaborated, based on about 200 vegetation surveys with the quadrat-points method (Bornard & Dubost, 1992). This work analyses in terms of species diversity, the biological diversity of about twenty vegetation types from this typology which are homogeneous according to the floristic composition and the pastoral value. That diversity is estimated with three indices : the partial species richness, the Shannon diversity index, the equitability. Shannon diversity index is also expressed according to the ecological position of the surveys along each of the two axes F1, F2 of the Correspondence Analysis (CA) used to build the typology. The axes represent respectively a gradient of fertility level and a mixed gradient of hydrous conditions and altitude.

The vegetation types are described with agro-ecological characteristics : "rich", "nitrophile", "medium", "poor" grasslands according to fertility level ; "nival", "wet", "dry" grasslands according to snowing up or hydrous conditions ; moors according to shrubs recovering. They belong to the following syntaxonomic units : *Triseto-polygonion bistorti, Nardion strictae, Caricion ferrugineae, Calthion, Vaccinio-piceion, Calluno-genistion, Juniperion nanae.*

These vegetation types which depend on ecological conditions in high altitude, on effects of grazing with moderate stocking density, have in general a high species diversity level. Moreover, this high diversity appreciably results from species only present in altitude range : about 60 of 322 species exist only above an altitude of 1000 meters. So, the notion of scarceness of vegetations is added to that of species diversity.

The variability of that diversity mainly depends on local ecological conditions. When these conditions are excessive (excess of water, snow, or nitrogen) vegetations are dominated by specialized species and the species diversity decreases. In medium ecological conditions, the moderate organic fertilization practices improve the productivity level, the pastoral value, and allow a good milk production (from 10 to 20 kg milk/cow/day during 100-120 days in summer). In these ecological conditions, these practices allow to maintain the species diversity at a high level, mainly because of the slow dynamic of vegetation and of the slow evolution of fertility due to practices which are moderate and relatively stable. On the other hand, the degradation of practices of organic fertilization produces excess of nitrogen and leads to vegetations with lower species diversity.

Considering the whole types of vegetation which are present in very different ecological conditions with different levels of organic fertilization, no relation can be established between species diversity and agronomic value (dry matter production, pastoral value). The relation with productivity only appears on vegetation types set, excluding extreme cases (excess of nitrogen, excess of water, calcareous vegetations), and a relation with pastoral value only appears for grasslands with organic fertilization.

As frequently noted in many recent works in different environments, there is no relation between species diversity and stability concerning the vegetations of dairy alpine pastures. These vegetations are often very adapted to local ecological conditions and present a strong stability. In case of moderate organic fertilization practices, because of the slow evolution of fertility, the botanic composition of these vegetations can be considered as in equilibrium with ecological and fertility conditions, and as stable on a scale of one decade. All these vegetation types present a good stability but they can get high species diversity or lower species diversity according to local ecological conditions.

In order to compare different works analysing species diversity, it is necessary to specify the kind of measurements realized, the ecological units taken into account, the intensity of the practices, the gradients which are considered and the speed of the process.

New perspectives for this work are considered : total species richness with exhaustive floristic surveys, ecological diversity with factorial diversity (Chessel *et al.*, 1982), spatial diversity by analysis of cartographic information on vegetation types and of satellite images on alpine pastures of this region.

Source : MNHN

Source : MNHN

RÉSUMÉS DE THÈSES

Olivier CONNAN.– ***Analyse des composés halocarbonés volatils dans l'eau de mer ; utilisation comme traceurs, variations dans les eaux océaniques et côtières. 207 pages.*** **Thèse de doctorat en Chimie soutenue le 12 janvier 1996 à Brest, Université de Bretagne Occidentale. Jury : P. LE CORRE, Président, J.P. BÉTHOUX, Rapporteur, L. CHEVOLOT, Rapporteur, M. WARTEL, C.L. MADEC, Y. MARTY, Examinateurs.**

De nombreux composés halocarbonés volatils ont été mis en évidence à l'état de traces dans les eaux côtières et océaniques. Ces composés, constitués d'un ou deux atomes de carbone et liés à des atomes de chlore, de brome, de fluor ou d'iode, ont pour certains une origine naturelle : ils sont alors excrétés par le phytoplancton ou les macroalgues. D'autres, plus stables, présentent une origine exclusivement anthropique ; produits industriellement par synthèse, ils sont rejetés dans l'atmosphère et pénètrent le milieu marin essentiellement par échange gazeux à l'interface océan - atmosphère. Ces composés se sont accumulés dans l'air depuis l'ère industrielle au fur et à mesure de leur production ; l'augmentation des concentrations dans les eaux marines traduit ainsi l'élévation des teneurs atmosphériques. Dans certains secteurs restreints (estuaires, zones côtières...), les composés halocarbonés peuvent aussi être introduits dans le milieu marin après rejet direct à la mer (rejets industriels, rejets domestiques...). Différents composés chimiques sont utilisés comme traceurs en océanographie. On différencie les traceurs naturels et les traceurs transitoires. Les traceurs naturels se présentent dans l'océan dans un état stationnaire ; les apports équilibrent les pertes et les teneurs n'évoluent pas dans le temps. Les traceurs transitoires sont généralement issus de l'activité humaine et leurs teneurs varient au cours du temps. Pour cette raison, ils se présentent comme une horloge pour la circulation des masses d'eaux en milieu marin. Les traceurs transitoires sont exploitables dans des fenêtres de temps qui varient avec leurs fonctions d'entrée dans l'océan. Les traceurs actuellement utilisés, principalement les chlorofluorocarbones (plus communément appelés CFC ou fréons) sont utilisés depuis les années 1950 jusqu'aux années 1980. Cette période de temps étant relativement restreinte, il paraît souhaitable d'identifier de nouveaux composés susceptibles d'élargir la période de marquage des masses d'eaux. Certains composés halocarbonés présentent de ce point de vue des potentialités intéressantes peu exploitées à ce jour ; c'est le cas du tétrachlorométhane (CCl_4) dont la présence dans les couches profondes de l'océan est ancienne (avant 1950) et du 1,1,2-trichlorotrifluoroéthane (F_{113}) dont la pénétration est récente (après 1970). D'autres composés halocarbonés bromés ou chlorés sont susceptibles d'être employés comme traceurs transitoires. Il est cependant nécessaire auparavant de préciser leur origine dans le milieu marin et aussi d'examiner leur stabilité dans l'eau de mer.

Les objectifs de ces travaux étaient de développer des techniques d'analyse permettant la mesure dans l'eau de mer des chlorofluorocarbones et de composés halocarbonés volatils susceptibles d'être utilisés en tant que traceurs dans l'océan, d'utiliser les chlorofluorocarbones et les composés halocarbonés pour l'étude du renouvellement des eaux profondes dans le bassin Ouest de la Mer Méditerranée, d'examiner les masses d'eaux du proche Atlantique et en particulier l'eau d'origine méditerranéenne, d'étudier les variations saisonnières des composés halocarbonés dans les eaux côtières en relation avec les conditions hydrologiques et biologiques afin de préciser leurs conditions d'utilisation comme traceurs.

Les travaux ont été consacrés dans une première phase au développement des techniques d'analyse au laboratoire puis dans les conditions de travail à la mer. Le dosage des composés halocarbonés volatils s'avère particulièrement délicat en raison des faibles teneurs présentes dans l'eau de mer (< à 5 $pmol.l^{-1}$) et aussi des difficultés de prélèvement. L'analyse a été effectuée selon le procédé du "purge and trap" ; les composés dissous dans l'eau sont extraits à l'aide d'un gaz inerte, retenus sur un adsorbant maintenu à basse température et analysés par chromatographie en phase gazeuse à capture d'électrons. Après avoir maîtrisé l'analyse des chlorofluorocarbones F_{11} (CCl_3F) et F_{12} (CCl_2F_2), les efforts ont porté sur l'analyse du F_{113} (CCl_2F-$CClF_2$). Ce dernier est particulièrement délicat à analyser car présent à des teneurs extrêmement faibles (< à 0,30 $pmol.l^{-1}$), notamment dans les eaux profondes. Le système analytique a été modifié afin de séparer efficacement ces composés. Le système d'analyse mis en œuvre permet d'atteindre des limites de détection de 0,01, 0,005 et 0,03 $pmol.l^{-1}$ respectivement pour le F_{11}, F_{12} et F_{113}. La précision varie entre 1 et 3 % selon les composés. Une méthode d'analyse des composés halocarbonés volatils autres que les chlorofluorocarbones a été développée par ailleurs. Un dispositif de piégeage, constitué d'une colonne capillaire maintenue à très basse température (-100°C) puis réchauffée très rapidement à 200°C, a été utilisé ; la mise en œuvre de ce dispositif et d'une colonne capillaire à haute résolution pour la séparation des composés permet l'analyse d'une quinzaine de composés halocarbonés volatils (CCl_4, CH_3CCl_3, C_2Cl_4, C_2HCl_3, $CHBrCl_2$, $CHBr_2Cl$, CH_2Br_2, $CHBr_3$,

Source : MNHN

CH_2ClI...) sur un même échantillon d'eau de mer ; la précision selon les composés est comprise entre 2 et 9 %, les limites de détection sont inférieures à 0,05 pmol.l^{-1}.

Ces différents traceurs halocarbonés ont été mis en œuvre pour étudier l'eau méditerranéenne profonde de sa zone de formation en Méditerranée Occidentale jusqu'au golfe de Gascogne où elle parvient avec des caractéristiques distinctes. Les travaux à la mer ont été menés en Méditerranée Occidentale (campagne *Semaphore,* août 1994) et dans le Proche Atlantique (campagnes *Atlane,* mai et août 1993).

La distribution verticale des chlorofluorocarbones (fréons) a été établie et ceci pour la première fois dans le bassin occidental de la Méditerranée. Les résultats montrent la présence, sur l'ensemble du bassin, d'eaux profondes très enrichies en fréons suggérant un temps de renouvellement court pour ces masses d'eaux. Peu de variations sont observées entre les stations et l'hypothèse d'une grande homogénéité des eaux profondes dans le bassin est confirmée. Une légère augmentation des teneurs en fréons est cependant mise en évidence à l'approche du fond ; elle indique, à ce niveau, un écoulement préférentiel des eaux profondes néoformées. Les mesures en CCl_4, CH_3CCl_3 et F_{113} confirment ces résultats. Les eaux profondes ont montré une tendance au réchauffement durant les dernières décennies ; nos mesures confirment cette tendance ; elles révèlent aussi une augmentation des teneurs en phosphates et nitrates liée probablement à un accroissement progressif des apports atmosphériques et terrestres de ces composés en Méditerranée.

Un modèle prenant en compte les teneurs en fréons a été établi afin d'estimer le temps de renouvellement des eaux profondes en Méditerranée Occidentale. Ce modèle (FIG. 1) considère les trois boîtes suivantes :

- une boîte BS représentant les eaux superficielles et les eaux intermédiaires depuis la surface jusque 900 m dans la zone de formation des eaux profondes,
- une boîte BP représentant les eaux profondes de 900 m jusqu'au fond, dans la zone de formation des eaux profondes,
- une boîte BAP représentant les eaux profondes de 900 m jusqu'au fond, pour l'ensemble du bassin ouest méditerranéen.

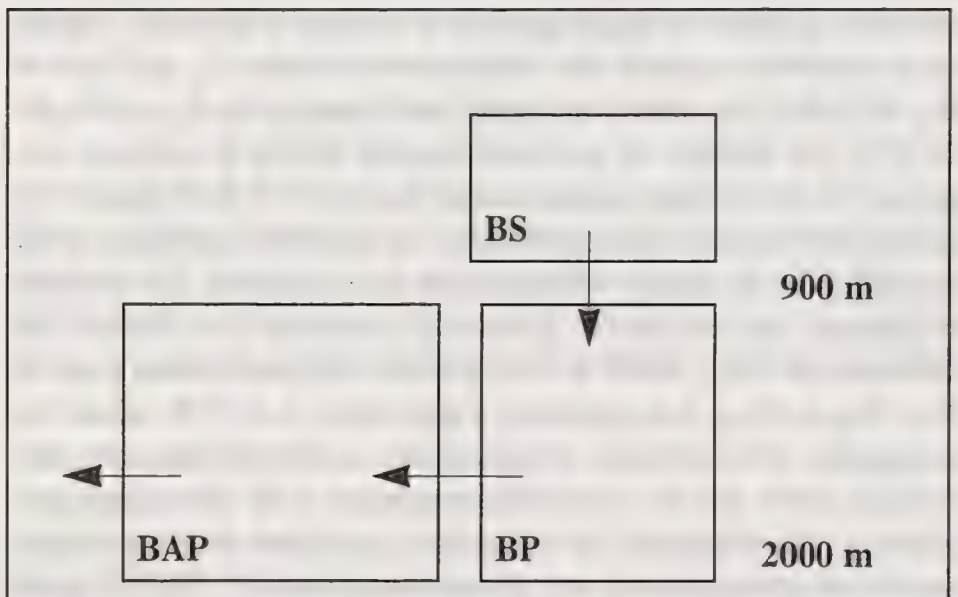


FIG. 1.– Modèle en boîtes établi pour le calcul des temps de renouvellement des eaux profondes en Méditerranée occidentale.

Après avoir reconstitué par le calcul l'évolution dans le temps (1950-1994) des teneurs en F_{11} et F_{12} dans la boîte BS et connaissant les teneurs en F_{11} et F_{12} dans les boîtes BP et BAP en 1994, il a été possible à partir de la relation (1) d'accéder au temps de renouvellement T des eaux profondes dans la zone de formation des eaux profondes (boîte BP) et dans le bassin occidental (boîte BAP).

$$[CFC]BP_{(i+1)} = [CFC]BP_i + [CFC]BS_i\,(T/V) - [CFC]BP_i\,(T/V) \quad (1)$$

où i est l'indice de l'année (1950-1994), [CFC]*BP* et [CFC]*BS* représentent respectivement les teneurs en F_{11} ou F_{12} dans les boîtes profonde BP et superficielle BS, T représente le temps de renouvellement en $m^3.an^{-1}$, V correspond au volume de la boîte profonde BP en m^3.

Le temps de renouvellement moyen des eaux profondes, calculés pour la zone liguro-provençale (zone de formation des eaux profondes) et pour le bassin occidental a été estimé respectivement à 6,5 et 10 ans. Ces résultats indiquent un temps de renouvellement court pour les eaux profondes de la Méditerranée occidentale. La formation d'eau profonde estimée à partir de ces résultats est de l'ordre de 1,90 10^6 $m^3.s^{-1}$ et la vitesse moyenne d'advection horizontale des eaux profondes entre leur zone de formation et l'entrée de la mer d'Alboran a été évaluée à 0,45 cm s^{-1}.

Le proche Atlantique est fortement influencé par de l'eau d'origine méditerranéenne qui s'écoule depuis Gibraltar. Nos travaux ont porté sur la veine d'eau méditerranéenne ainsi que sur les eaux centrales et profondes. Les eaux centrales dans le bassin Ibérique et dans le golfe de Gascogne présentent deux couches distinctes. La couche de surface, de 100 à 400 m est homogène en fréons ; les teneurs en F_{11} et F_{12} sont élevées. Cette masse d'eau est de formation récente (âge voisin de 1 an) ; elle serait renouvelée chaque année lors du brassage hivernal. L'eau centrale profonde (de 400 à 900 m) montre des teneurs nettement moins élevées en chlorofluorocarbones ; l'âge apparent de cette eau centrale profonde a été estimé à 10 ans. Un modèle simple à trois eaux faisant intervenir la température, la salinité et la teneur en F_{12} comme paramètres conservatifs a permis d'examiner l'extension de la veine d'eau méditerranéenne dans le bassin Ibérique et le golfe de Gascogne, ainsi que les conditions de mélange avec les Eaux Centrales Nord Atlantique et les Eaux Profondes nord Atlantique. L'eau méditerranéenne, lors de son déplacement vers le Nord se mélange majoritairement avec l'eau profonde sous-jacente. L'eau profonde, dans sa partie supérieure au-dessus de 2000 m, montre des teneurs non négligeables en chlorofluorocarbones ; l'âge apparent de cette masse d'eau est estimé à 30 ans. Cette eau profonde, dont l'écoulement est plutôt lent, doit trouver son origine dans l'Atlantique Nord. Les diagrammes fréon/température et silicate/température mettent en évidence une discontinuité au niveau de T = 5°C, S = 35,45 pss, $Si(OH)_4$ = 15 µmol.l^{-1} et F_{12} = 0,40 pmol.l^{-1} ; elle marque la présence d'eau de fond, pauvre en fréons et riche en silicate qui doit trouver son origine dans l'Antarctique.

Afin de cerner au mieux les conditions d'utilisation des composés halocarbonés comme traceurs, les variations des composés halocarbonés chlorés (CCl_4, CH_3CCl_3, C_2Cl_4, C_2HCl_3), bromés ($CHBr_3$, CH_2Br_2, $CHBr_2Cl$, $CHBrCl_2$) et iodés (CH_2ClI, CH_2I_2) ont été examinées selon le cycle saisonnier dans un système côtier en relation avec les variations des conditions hydrologiques (température, salinité) et celles du

Source : MNHN

phytoplancton (chlorophylle *a*). Quatorze campagnes de prélèvements ont été effectuées entre octobre 1994 et septembre 1995 en Manche occidentale. Les composés halocarbonés volatils présentent des variations marquées au cours du cycle saisonnier. Dans les eaux côtières situées en dehors de l'influence directe des rivières, les teneurs en composés volatils chlorés varient de 0,3 à 3 $ng.l^{-1}$, celles des composés iodés de 0 à 23 $ng.l^{-1}$. Les variations des composés bromés sont plus importantes : les teneurs varient entre 0,4 et 70 $ng.l^{-1}$. Le bromoforme ne présente pas de variations de concentration significative et le diiodométhane a été mis en évidence seulement par intermittence et à de faibles concentrations. Les concentrations des composés chlorés varient essentiellement avec la température ; leurs variations sont régies uniquement par les échanges gazeux atmosphère-océan. Ces composés, qui ne révèlent pas de sources biogéniques significatives, présentent les qualités requises pour être utilisés comme traceurs transitoires. Les composés halocarbonés bromés et iodés montrent des variations saisonnières liées aux processus biologiques, en l'occurrence le développement du phytoplancton ; leur emploi comme traceurs est plus délicat et les processus non conservatifs doivent être pris en compte lors de leur mise en œuvre. Les composés chlorés tétrachloroéthylène et trichloroéthylène font l'objet d'apports marqués par les rivières alors que les apports de composés bromés et iodés par les rivières sont négligeables ; ceci conforte l'hypothèse d'une origine principalement biologique pour les composés bromés et iodés dans les eaux côtières.

Jacques JULIEN.– Aspects *écologiques et épidémiologiques des populations xylophages - Statistiques types.* 491 pages. Thèse de Doctorat d'État soutenue à Paris, Université Paris 7 Denis DIDEROT, le 5 Mai 1995. Jury : J. VIEIRA da SILVA Président, A. GOUROV Rapporteur, B. SCHERRER Rapporteur, K. DAY et J. MATRICON Examinateurs : J. BARRAUD, J.-P. CANCELA da FONSECA et G. LEMPERIERE Invités.

Un aspect essentiel de la sylviculture contemporaine tient dans l'augmentation de la fréquence des modifications effectuées par l'homme, ce qui a pour conséquences de favoriser les espèces colonisatrices, et de gêner la délivrance de réponses adaptatrices aux perturbations de l'exploitation forestière.

Un des témoins de cette situation nouvelle est constitué, vu leur position, par l'ensemble des insectes xylophages. Fort peu d'insectes xylophages commettant des dégâts d'ordre primaire, dans une forêt naturelle, seront, la plupart du temps, présents à l'état endémique, les moments de pullulations faisant suite à l'importance du nombre d'arbres affaiblis, par suite de catastrophes naturelles. Ces situations épidémiques ne durent que le temps provisoire de l'affaiblissement des arbres. Ces insectes sont ainsi bien armés pour détecter à longue distance les rares signaux trophiques émis par des sujets affaiblis.

Deux insectes xylophages, le Dendroctone et l'Hylobe, sont étudiés en tant que témoins des incidences de la sylviculture contemporaine. Leurs développements sont respectivement consécutifs à une mise en place hors de la niche de l'Épicéa, et à une augmentation des coupes rases (bien que d'autres facteurs interviennent également). La présente étude se borne à la mise en place d'éléments en vue de construire un modèle des rapports insecte-plante hôte.

Présentation des insectes

Dendroctonus micans (Kug.). Malgré quelques caractéristiques liées à une stratégie r (absence de diapause, non régularité du cycle biologique, le liant aux conditions climatiques locales et à son milieu), le *D. micans* apparaît davantage comme un stratège K (scolyte de grande taille, comportement monophage, avec un hôte spécifique, l'Épicéa commun, *Picea abies* (L.) Karsten, temps de génération nettement supérieur à ceux des autres dendroctones, mortalité essentiellement naturelle, absence de phéromones d'agrégation, ce qui diminue les potentialités de situations épidémiques, stock de nourriture non épuisé). La faible potentialité épidémique dans l'aire naturelle de l'Épicéa nous incite à le considérer comme un colonisateur modéré et secondaire.

Hylabius abietis L. Une forte variation géographique de la biologie de l'insecte, et une certaine complexité des relations entre l'insecte et ses différents milieux successifs (jeunes arbres, souches avec dispersion spatiale) aboutit à une connaissance assez réduite de *H. abietis,* malgré une abondante littérature. Un exemple en est donné par la controverse sur l'existence de phéromones. La grande diversité de l'espèce impose que chaque résultat soit bien étayé par un nombre d'observations ou un nombre d'expériences suffisant, afin de bien cerner ce qui revient à l'individu et ce qui revient à la population. Cette large diversité dans une étendue correspondant à un biome, pendant la période contemporaine, montrent une grande capacité d'adaptation de l'Hylobe.

Point sur les méthodes de contrôle de l'Hylobe

Les différents types de lutte contre l'Hylobe peuvent être classés en trois catégories : les méthodes anciennes, les procédés mécaniques, la lutte chimique qui utilise soit des insecticides classiques, soit des insecticides cytotropes qui sont véhiculés à travers les tissus végétaux. Les méthodes empiriques consistent soit à séparer au maximum, dans le temps ou dans l'espace, l'habitat de l'adulte du lieu de ponte, soit à diminuer la vulnérabilité de l'arbre.

Des méthodes de protection mécanique sont également employées et sont bien développées, depuis une décennie, afin d'assurer une protection correcte sans utilisation d'insecticide.

De par leur rémanence et leur incidence négative sur l'environnement, les méthodes chimiques sont dans une étape de reconsidération. Une catégorie de produits de substitution est celle des pyréthrinoïdes de synthèse ; bien que moins "efficaces", ces produits ont une écotoxicité nettement moindre que celle des insecticides classiques. Si une autre catégorie, celle des insecticides cytotropes, s'est révélée plutôt décevante, sa conjuguaison avec un emballage à retardement, permettant une action s'étalant dans le temps, peut modifier cette conclusion. L'insecticide présentement étudié est de ce type : il est constitué de carbosulfan inséré dans une matrice polymère. Une dose de granulés est déposée dans le trou de plantation (sans répétition de traitement). La matrice libère progressivement son contenu, selon l'humidité du sol et la richesse de la flore microbienne. Au fur et à mesure de sa transformation dans le sol, la matière active est remplacée par une nouvelle quantité libérée jusqu'à épuisement

Source : MNHN

du stock initial. L'ensemble de l'opération s'étale sur un peu plus de deux ans, ce qui correspond à la durée de la période critique pendant laquelle l'arbre est susceptible d'être attaqué par l'insecte.

Méthodes statistiques

L'étude des caractéristiques écologiques et épidémiologiques de ces insectes est réalisée à partir de statistiques classiques, qui permettent de répondre de manière claire, à des questions dont l'énoncé est simple. Les matériaux étudiés n'étant disponibles que sous certaines formes particulières (les traces des insectes ravageurs), imposent des plans de recherche particuliers, avec les analyses statistiques correspondantes. Ces contraintes sont, soit une mauvaise accessibilité aux variables observées, soit une abondance de matériaux avec une certaine distribution spatiale. Elles nécessitent souvent l'emploi de variables semi-quantitatives et un échantillonnage par degré, les analyses correspondantes étant l'analyse de la variance selon un modèle hiérarchisé et les différentes statistiques non paramétriques. Des informations complémentaires ou exploratoires, permettant une lisibilité aisée des diverses situations, sont données par les comparaisons multiples.

Étude de caractéristiques écologiques et épidémiologiques

L'état de l'arbre a une incidence sur l'attraction de l'insecte : le Dendroctone s'attaque préférentiellement aux arbres blessés plutôt qu'aux arbres non blessés, cette préférence étant semblable sur les différents sites étudiés. En revanche, aucune attaque préférentielle du Dendroctone sur les arbres fourchus n'a été mise en évidence, ce qui incite à penser que la présence d'un port fourchu n'est pas un facteur suffisant en lui-même pour que l'insecte opère une sélection, et qu'il doit donc être conjugué avec d'autres facteurs. Cette attraction ne se traduit pas par une alimentation quantitativement différente : le nombre d'attaques de l'insecte est en moyenne le même sur les arbres indemnes que sur les arbres non indemnes. Par contre, le nombre d'attaques est lié à la durée de la présence de l'insecte sur l'arbre. L'attraction et l'appétence de l'insecte se présentent ainsi comme des phénomènes complexes, non strictement liés au simple état de l'arbre défini par son port.

L'étude de la fécondité de *D. micans* montre qu'elle ne présente pas de différence selon le caractère endémique ou épidémique de l'infestation du site considéré, et ceci en dépit d'une forte hétérogénéité liée au site.

A partir de ces informations, un premier modèle de dynamique des infestations a permis d'identifier des paramètres dépendant fortement du site. Une modélisation des relations entre l'insecte et la plante hôte, avec un modèle à compartiments, prenant en compte l'état de l'arbre, les appétences de l'insecte et les contraintes météorologiques ou anthropiques, est également proposée.

L'étude de l'attraction de l'*H. abietis* montre que les insectes mâles et femelles sont pareillement attirés par les pièges de Nordlander (NORDLANDER 1987, *Scand. J. For. Res.*, Vol 2, 199-213). Par contre, l'étude menée sur des parcelles voisines montre une attraction de l'insecte variable dans le temps et dans l'espace. Alors que des oscillations sont évidentes sur chacune des parcelles, le désordre des amplitudes aboutit à une homogénéisation partielle de l'ensemble des parcelles.

Étude d'un mode de contrôle à libération progressive

Un mode de contrôle des insectes ravageurs, par un procédé moderne de relargage progressif d'un insecticide cytotrope à base de carbosulfan, est étudié en laboratoire et sur le terrain. Nous avons premièrement montré que le traitement au carbosulfan avait deux effets : un bon pouvoir répulsif, et une augmentation de la mortalité de l'insecte. Nous avons de plus constaté que le produit possède une bonne efficacité, la séparation entre parcelles traitées et parcelles témoins étant constatée dans un délai inférieur à 50 jours, indépendamment du degré d'attaque de l'Hylobe et de la nature du plant (y compris pour le Sapin de Douglas, *Pseudotsuga menziezi* (Mirbel) Pranco, bien qu'il apparaisse plus attaqué par l'insecte). La mortalité des plants traités est au moins deux fois plus faible que celle des plants témoins. Il est également montré que si, un prétraitement en pépinière possède une certaine efficacité, cette protection est éphémère (de deux à cinq mois) et elle n'est jamais supérieure à celle du traitement complet ; si le prétraitement assure bien une protection, (jusqu'au premier automne), il ne saurait remplacer le traitement à la plantation. Enfin, le conditionnement du produit en sachet, aboutit à une efficacité intermédiaire entre le traitement en granulés et le témoin.

Une étude en amont, concernant l'impact des conditions climatiques sur l'action du produit, a montré que l'écart de fréquences d'arbres sains entre parcelles traitées et parcelles témoins est dépendant de la hauteur des précipitations (alors que la température n'a pas d'incidence), pour les sites non faiblement attaqués ; cette restriction incite à penser qu'une quantité minimale de produit actif est toujours présente dans le sol, indépendamment des conditions pluviométriques, l'efficacité du traitement sur des sites faiblement attaqués étant déjà constatée.

Une étude en aval, concernant les effets sur la faune du sol n'a pas montré de différence entre la faune édaphique près des plants témoins et près des plants traités. Néanmoins ces résultats, obtenus sur un seul site, ne sauraient être généralisés.

Les autres études effectuées aboutissent à des conclusions mitigées : la comparaison avec d'autres insecticides (Lindane, Deltaméthrine) aboutit à des résultats variables ; de même, l'effet de dose n'est constaté qu'exceptionnellement sur deux sites et de plus de manière différente. Ces résultats proviennent certainement du fonctionnement particulier de cet insecticide à relargage progressif, dépendant de plusieurs facteurs : la pluviométrie (ainsi que nous l'avons mis en évidence), le type de sol et la microfaune. Si ce produit apparaît comme un bon concurrent par rapport aux autres insecticides, il est néanmoins nécessaire de bien examiner les effets à long terme de ce traitement. Des expérimentations restent à réaliser concernant, en amont, les effets de l'humidité du milieu et de la richesse microbienne sur la libération de la matière active et, en aval, les effets sur la faune du sol.

Il est rappelé que la diversité des modes de contrôle existants n'impose pas un choix privilégié : les protections mécaniques, la lutte biologique, et surtout les méthodes anciennes sont autant prometteuses que la lutte chimique. La mise en avant de ces méthodes anciennes a pour signification d'avancer dans la connaissance de l'insecte, afin de déboucher sur une révision de la sylviculture contemporaine. Cette proposition, émise à propos de l'Hylobe, concerne également le Dendroctone, et l'ensemble des autres insectes xylophages.

Source : MNHN

Thierry HOCH.– ***Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si).*** **Thèse de l'Université Paris VII, Spécialité Biomathématiques, 213 pages. Soutenue le 15 septembre 1995 à Paris. Jury : MM. A.-J. VALLERON, Président, S. FRONTIER Rapporteur, P. NIVAL Rapporteur, N.P. CHAU, A. MENESGUEN Examinateurs.**

Ce travail présente un modèle du cycle de la matière organique en Manche, à travers les cycles de l'azote, du phosphore et du silicium. Ces éléments ont été choisis car ils limitent principalement la production primaire en Manche.

Dans un premier temps, un sous-modèle physique en boîtes a été retenu. Grâce au logiciel "ELISE", la Manche a été "découpée" en 71 boîtes, entre lesquelles les flux d'eau sont automatiquement calculés. Ce modèle de transport horizontal a été couplé avec un modèle thermo-halin vertical bicouche. Ce dernier simule la température et la salinité dans une couche de surface et une couche de fond, séparées par une pycnocline d'épaisseur nulle. Il permet également le calcul des vitesses d'échange entre les deux couches appliquées à tout constituant libre de la colonne d'eau.

Un couplage a été effectué entre ce modèle physique de la Manche et un modèle biogéochimique. Ce modèle considère les trois éléments précités sous les formes minérale, phytoplanctonique, détritique dans l'eau et organique benthique. Au sein du phytoplancton, deux catégories ont été distinguées : les diatomées et les dinoflagellés. Pour ces derniers, la croissance a été modélisée à l'aide d'une formulation à quotas, découplant l'absorption des sels nutritifs et la croissance des cellules.

Les résultats mettent en évidence l'influence de la stratification, d'origine thermique en Manche occidentale, et haline en Baie de Seine, sur la dynamique phytoplanctonique. La croissance du phytoplancton est favorisée d'une part dans les zones peu profondes, d'autre part dans la couche de surface des régions stratifiées, où la faible épaisseur de la tranche d'eau engendre une faible limitation de la croissance par la lumière. Ces critères de profondeur et de stratification déterminent la date d'apparition du bloom printanier. L'intensité du bloom est en revanche principalement dépendante de la richesse du milieu. On observe ainsi les plus fortes concentrations phytoplanctoniques au débouché de la Seine et le long de la côte française de la Manche orientale. La production primaire annuelle s'avère également très influencée par la structure verticale, mais de façon quasi-opposée au bloom printanier. Les plus fortes productions sont enregistrées au centre de la Manche orientale, zones profondes brassées. Les régions côtières turbides ainsi que les zones stratifiées montrent des niveaux de production nettement plus faibles. Les faibles productions enregistrées dans les régions stratifiées sont attribuables au fait que la sédimentation de matériel entraîne une exportation vers la couche de fond non productive.

Ce modèle a été ensuite utilisé au cours d'une analyse de sensibilité vis-à-vis des paramètres, de la formulation des processus, des conditions aux limites et des variables forçantes. L'étude de l'influence des apports terrigènes sur le système montre le rôle faible mais non négligeable des apports de sels nutritifs par les rivières. Au sein de celles-ci, la Seine joue, de loin, le rôle le plus important. La distinction entre les apports d'azote et de phosphore souligne la place centrale occupée par les premiers nommés dans le contrôle de la production primaire. Nous avons ensuite simulé une séquence de quinze années à l'aide de données météorologiques collectées entre 1978 et 1992. Ces simulations sur une longue période montrent la dépendance principale de l'écosystème vis-à-vis des conditions météorologiques. Elles déterminent non seulement la température et l'énergie solaire utilisable par le phytoplancton, mais également la structure verticale et la stratification éventuelle. Les variations inter-annuelles des apports par la Seine ne jouent un rôle que sur la bande côtière française de la Manche orientale.

Enfin, le modèle biologique précédemment élaboré et calibré a été couplé à un modèle physique établi sur un maillage fin. Ce modèle est un "pseudo-3D", c'est-à-dire qu'un couplage a été effectué entre un modèle thermique unidimensionnel vertical et un schéma horizontal bidimensionnel d'advection-dispersion résiduelle. Les simulations de la dynamique de l'écosystème à l'aide d'un tel modèle montrent un raffinement des résultats, sur les dimensions horizontales et verticales, notamment dans les zones frontales.

Ce travail montre qu'un modèle simple des flux de matière permet de dégager les grandes tendances de la production primaire à l'échelle de la Manche et de tester l'influence de divers facteurs sur cette production.

Jean-François MAGUER.– ***Absorption et régénération de l'azote dans les écosystèmes côtiers ; Relation avec le régime de mélange vertical des masses d'eaux ; Cas du domaine homogène peu profond de la Manche occidentale.*** **Thèse de doctorat en Chimie Marine, soutenue le 18 décembre 1995 à Brest. Jury : P. LE CORRE Président, A. HERBLAND Rapporteur, J.M. Robert Rapporteurs P. APPRIOU ; H.J. MINAS ; A. TOULMOND Examinateurs.**

Les flux d'absorption et de régénération de l'azote ont été étudiés en Manche occidentale lors d'un cycle annuel. Sur la base de variations de forçage physique (intensité de mélange vertical des masses d'eaux), deux systèmes côtiers types ont été différenciés : un système stratifié, dans les secteurs où l'énergie dissipée par les courants de marée est faible et où s'installe une thermocline au printemps et en été, et un système brassé dans les secteurs où l'énergie dissipée par les courants est suffisant pour maintenir homotherme la colonne d'eau toute l'année. Le système brassé a été subdivisé en deux sous-systèmes selon la profondeur de la colonne d'eau. On distingue un sous-système brassé profond où seule une partie de la couche de mélange est éclairée et un sous-système brassé peu profond dans lequel la zone euphotique tend à atteindre le fond. Nos travaux ont porté sur le système brassé peu profond. Ils ont été réalisés en période de mortes eaux entre mars 1992 et mars 1993. Les taux d'absorption (NH_4^+, NO_3^-, NO_2^-) et de régénération (NH_4^+, NO_3^-, NO_2^-) ont été déterminés en utilisant la technique isotopique ^{15}N. Ils ont été examinés mois par mois à cinq profondeurs photométriques et dans trois classes de taille différentes (< 200 µm, < 15 µm, < 1 µm).

Source : MNHN

Nos objectifs étaient d'étudier dans ce système :

- les flux d'absorption de l'azote minéral et de l'urée en relation avec la disponibilité des différents composés azotés dans la colonne d'eau et l'intensité d'éclairement,
- les flux de régénération et leur importance comme source d'azote dans le fonctionnement de l'écosystème,
- et de différencier la production nouvelle et la production régénérée.

L'azote présente dans le système brassé peu profond une dynamique originale. L'absorption de l'azote est maximale au printemps et demeure élevée durant toute la période estivale. Le cycle est nettement différent de celui observé en régime stratifié tempéré qui présente une absorption réduite en été. Il se différencie aussi du cycle qui caractérise le système brassé profond, marqué par un large maximum d'absorption en période estivale. Au printemps, la contribution de l'ammonium à la nutrition azotée du phytoplancton est comparable à celle des nitrates. En été, les teneurs en nitrates qui subsistent dans la colonne d'eau (< 0.5 $\mu mol^{-1}\ l^{-1}$) sont insuffisantes pour satisfaire la demande du phytoplancton ($\rho max/ > 2$). L'absorption de l'azote demeure cependant relativement élevée en raison d'une utilisation importante d'azote régénéré, en particulier d'ammonium (60 % de l'absorption totale). Ce composé se maintient en période estivale à des concentrations suffisantes pour saturer l'absorption ($\rho max/ \rho 1$) et empêche une limitation par l'azote. A la fin de l'été, bien que les concentrations en nitrates soient suffisantes, leur utilisation demeure réduite en raison de l'effet inhibiteur de l'ammonium. L'urée et les nitrites sont peu assimilés par le phytoplancton au cours du cycle saisonnier. L'absorption de l'azote est contrôlée durant toute l'année par la lumière. L'effet limitant de la lumière est accentué par le brassage permanent des masses d'eaux qui entraîne sans cesse les cellules phytoplanctoniques à des niveaux photométriques différents. Il est d'autant plus marqué que le rapport entre la profondeur de la zone euphotique sur celle de la couche de mélange est faible. Son rôle s'accentue avec la profondeur du domaine brassé.

Le système présente, et c'est l'une de ses particularités une forte régénération en ammonium. Ce composé est régénéré par les microhétérotrophes de manière intense dans la colonne d'eau du début du printemps à la fin de l'été. Sur une base annuelle, l'essentiel de l'ammonium est régénéré par les fractions 200 - 15 (47 % de la régénération) et 15 - 1 µm (32 % de la régénération). La production d'ammonium par ces deux classes de taille est associée à l'activité des protozoaires, en particulier des ciliés. La régénération d'ammonium par la classe de taille < 1µm, associée à l'activité bactérienne, est généralement plus faible que celle attribuée aux protozoaires. Elle représente sur une base annuelle 21 % de la production totale d'ammonium. Elle est cependant élevée en été (40 % de la régénération totale). La forte proportion d'ammonium régénéré par la fraction < 1 µm à cette époque est lié à un accroissement du nombre de bactéries. Leur développement s'intensifie en raison de l'accroissement des substrats organiques résultant du développement printanier du phytoplancton et d'une pression de broutage réduite des protozoaires.

Sur une base annuelle, les besoins annuels du phytoplancton en azote sont élevés (3000 $mmol\ m^{-2}\ an^{-1}$). Ils se situent en terme de production équivalent carbone (250 $g\ m^{-2}\ an^{-1}$) dans la gamme habituellement donnée pour les systèmes mésotrophes. Le recyclage de l'azote par les microhétérotrophes constitue la principale source d'azote de la communauté planctonique. L'ammonium provient essentiellement de l'activité des protozoaires. La régénération des nitrates constitue également une source d'azote importante pour le phytoplancton (40 % des besoins en nitrates en été). La production nouvelle représente 22 % de la production totale et est parmi les plus faibles reportées dans les systèmes côtiers. La production régénérée est favorisée par le brassage permanent des masses d'eaux qui empêche la mise en place d'une thermocline saisonnière et maintient le système à une couche toute l'année. La matière végétale produite en surface ne quitte pas le système. Elle est dégradée sur place et l'azote régénéré reste ainsi disponible pour le phytoplancton. Il en résulte une production totale élevée.

Jean-Paul METZGER.– ***Structure du paysage et diversité des peuplements ligneux fragmentés du rio Jacaré-Pepira (sud-est du Brésil).*** **274 pages. Thèse nouveau régime de l'Université Paul Sabatier (Toulouse III), soutenue le 24 novembre 1995. Jury : M.J. CAPBLANCQ Président, M.H. DÉCAMPS Directeur de Thèse, M. P. BLANDIN Rapporteur, M.C. JOLY Rapporteur, M. J.-C. LEFEUVRE Rapporteur, M.E. MULLER Examinateur.**

La fragmentation des habitats apparaît comme l'une des causes majeures de l'érosion actuelle de la diversité biologique. Son action a été le plus souvent étudiée à partir de l'application de la théorie de l'équilibre dynamique. Cependant, malgré l'influence de la surface des fragments et de leur isolement (en général par rapport à un massif forestier considéré comme source d'individus), cette théorie se révèle insuffisante pour expliquer les variations de la diversité dans des fragments d'habitats terrestres continentaux. Cette insuffisance est due en partie à la non-prise en compte de l'influence de l'arrangement spatial des fragments et de la matrice entre ces fragments sur la dynamique des populations fragmentées. Cette influence commence à être étudiée en particulier grâce à l'essor de l'écologie du paysage et de la théorie des métapopulations. La présente étude vise à comparer l'apport des paramètres de structure du paysage liés à la théorie de l'équilibre dynamique (surface, isolement), à la disposition spatiale des fragments (connectivité forestière) et à l'hétérogénéité de la matrice (diversité du paysage, complexité des bordures) dans la détermination de la diversité biologique.

Cette comparaison porte sur un peuplement tropical, celui des espèces ligneuses des fragments forestiers riverains du rio Jacaré-Pepira (sud-est du Brésil). Ce peuplement a été intensément fragmenté lors de l'expansion des cultures de café à la fin du XIX^{e} siècle et au début du XX^{e} siècle. Un tronçon de rivière d'environ 60 kilomètres a été sélectionné dans un secteur où les conditions hydro-géomorphologiques sont relativement homogènes et où la structure du paysage est hétérogène en terme de sa

Source : MNHN

composition et de l'arrangement spatial des surfaces forestières. Ces caractéristiques ont conduit à distinguer quatre grands ensembles paysagers. Au sein de chacun de ces ensembles, au moins trois fragments de largeurs différentes (larges, moyens et étroits) ont été recensés dans des conditions pédologiques et topographiques semblables. Au total, quinze fragments au stade secondaire de succession ont été analysés quant à leur composition et diversité en espèces d'arbres et d'arbustes (ayant des diamètres à hauteur de poitrine supérieurs à 3 cm). L'effort d'échantillonnage a été défini de façon à avoir, pour chaque fragment, une même représentativité floristique.

Une image Thematic Mapper (datée du 9 septembre 1990) a été utilisée pour distinguer dix unités du paysage dans l'espace environnant ces fragments. A partir de cette classification, des indices de diversité du paysage, de complexité des bordures (*i.e.,* de complexité ou de fragmentation de la mosaïque du paysage), de fragmentation forestière, d'isolement forestier et de connectivité forestière sont proposés. Ces indices sont calculés pour une même résolution géométrique, pour trois environnements (de 4, 16 et 64 km^2 d'étendue) et à trois niveaux d'organisation (ensemble de dix unités du paysage, thème forestier, fragment forestier).

Les résultats témoignent d'une importante richesse spécifique d'ensemble : 222 espèces recensées sur les 15 fragments étudiés. La richesse et la diversité spécifique par fragment présentent d'importantes variations : de 14 à 111 espèces et de 1.6 à 4.3 bits pour l'indice de diversité de SHANNON (en logarithme de base 2). Ces variations ne sont liées ni à la largeur ni à la surface des fragments forestiers, contrairement à ce qui était attendu d'après la théorie de l'équilibre dynamique. L'influence des crues apparaît comme un des facteurs déterminant de ces variations : les fragments plus perturbés sont nettement plus pauvres et moins diversifiés que les autres. La composition spécifique de ces fragments est toujours dominée par un petit nombre d'espèces adaptées aux conditions d'inondation périodique et ne varie pas en fonction de l'ensemble paysager. Pour cette raison, les zone forestières les plus perturbées par les crues ne sont pas prises en compte dans l'analyse de l'influence de la structure du paysage sur la structure floristique. Ainsi, dans la suite du travail, seuls 11 fragments ont été étudiés.

Dans une première étape, l'influence de la structure du paysage a été analysée par rapport à l'ensemble du peuplement étudié. La complexité des bordures et la connectivité forestière apparaissent comme les principaux paramètres du paysage expliquant les variations de la diversité biologique. Le degré de signification de ces paramètres est particulièrement important pour l'environnement proche et large, indiquant une réponse hiérarchisée du peuplement étudié à la structure du paysage. Dans une seconde étape, ces relations ont été précisées par l'étude de l'influence de la structure du paysage sur la richesse de groupes fonctionnels définis selon le type de dissémination (barochores, amémochores, zoochores) et les catégories de succession (pionières, secondaires, tardives) des espèces. Tous les groupes fonctionnels se sont montrés sensibles à la structure du paysage, mises à part la espèces pionnières. La connectivité forestière et la complexité des bordures continuent à être les principaux facteurs explicatifs, en particulier pour les espèces zoochores et tardives. Les espèces à faible capacité de dissémination (les espèces barochores) sont plus sensibles à la structure du paysage proche, tandis que les espèces à capacité de dissémination plus importante (les anémochores et les zoochores) sont sensibles à la structure dans un environnement plus large. Les relations mises en évidence indiquent l'existence d'une relation de cause à effet entre la structure du paysage et la diversité des peuplements ou la richesse des groupes fonctionnels. Cependant, cette relation ne peut être définitivement établie qu'à partir de données multi-temporelles. Afin de tester l'importance du facteur temps dans les relations obtenues, nous avons émis l'hypothèse que les arbres plus jeunes sont plus sensibles à la structure actuelle du paysage quand on les compare aux arbres plus âgés, qui se sont peut-être installés dans les fragments avant que les plus importants changements de la structure du paysage aient eu lieu. Le test de cette hypothèse a utilisé les définitions des ensembles du présent et d'avenir établis par HALLÉ & OLDEMAN à partir de l'architecture des arbres. Les arbres d'avenir (*i.e.,* les plus jeunes) se sont montrés, pour tous les environnements étudiés, sensibles à un plus grand nombre de paramètres de structure du paysage par rapport à l'ensemble du présent (*i.e.,* les arbres plus âgés).

Ainsi, la structure du paysage joue effectivement un rôle important sut la structuration des peuplements ligneux riverains du Rio Jacaré-Pepira. Les paramètres les plus importants sont en fait ceux qui ne sont pas pris en compte par la théorie de l'équilibre dynamique : la connectivité entre fragments et le degré de fragmentation du paysage. Ces résultats confirment la nécessité de mieux comprendre les actions de ces paramètres dans la dynamique des populations fragmentées. En conclusion, des modèles conceptuels de fonctionnement de ces paramètres sont proposés. L'existence d'un seuil de connectivité et ses conséquences sur la conservation des espèces sont discutées. Des hypothèses sur le rôle de la complexité des bordures (*i.e.,* de la fragmentation du paysage) sur la dynamique des populations fragmentées sont proposées en tenant compte des différentes actions que les bordures peuvent jouer sur les flux biologiques et sur le processus de complémentarité du paysage. Enfin, la réhabilitation des corridors forestiers riverains est recommandée pour maintenir un degré de connectivité important dans des paysages fragmentés de zones tropicales.

Philippe SOUDANT.– ***Les phospholipides et les stérols des géniteurs et des larves de coquille Saint-Jacques*** Pecten maximus ***(L.). Relations avec la nutrition.*** **294 pages. Thèse de doctorat de l'Université de Brest en Océanologie biologique, soutenue le 19 décembre 1995. Jury : M. MATHIEU Président, G. BRICHON Rapporteur, M. LE PENNEC Rapporteur, P. SORGELOOS, S.J. KAUSHIK, Y. MARTY, J.F. SAMAIN, Examinateurs.**

La production française de mollusques bivalves est assurée par la pêche et l'aquaculture. Cette dernière concerne principalement la mytiliculture et l'ostréiculture, deux activités qui se caractérisent par l'utilisation de juvéniles, obtenus par captage naturel, qui sont ensuite élevés sur des parcs selon des techniques adaptées. La pêche concerne surtout une espèce, la coquille Saint Jacques *Pecten maximus.* En Rade de Brest, le recrutement naturel est faible et les stocks épuisés par la surexploitation. Le maintien de la pêche coquillière en Bretagne dépend de la production

Source : MNHN

aquacole de naissain qui est semé en milieu naturel pour être recapturé trois ans après.

La régularité de l'approvisionnement en naissain, en qualité et en quantité, ne peut être garantie, car la variabilité des résultats en terme de taux d'éclosion, survie, vitesse de croissance larvaire et succès à la métamorphose est encore importante. A l'origine de cette variabilité, la qualité de l'alimentation affecte la constitution des gamètes et le développement larvaire avec probablement des répercussions sur les performances ultérieures de l'élevage (métamorphose et capacité de fixation, résistance aux stress pendant les transferts, vitesse de croissance dans le milieu naturel...).

Les microalgues constituent la nourriture de base pour les larves, les juvéniles et les géniteurs de mollusques. Des carences en éléments essentiels apparaissent avec des régimes monospécifiques. Parmi ces éléments, les acides gras polyinsaturés et les stérols ont fait l'objet de cette étude. Les acides gras polyinsaturés à longues chaînes, notamment le 20 : 4 (n-6), le 20 : 5 (n-3) et le 22 : 6 (n-3) sont essentiels pour la survie et la croissance des mollusques puisque ces derniers n'ont pas ou peu la capacité de les synthétiser à partir de leurs précurseurs. Comme pour les acides gras polyinsaturés, les capacités de synthèse *de novo* ou de transformation des stérols sont généralement faibles ou inexistantes et varient selon les espèces de bivalves. Par conséquent, la variabilité qualitative et quantitative de composition en stérols des microalgues va se répercuter largement sur la composition en stérols des bivalves et modifier les conditions de croissance des animaux.

L'étude des lipides membranaires (classes de phospholipides et stérols) au niveau des gonades ou des larves permet d'approcher l'implication fonctionnelle des acides gras polyinsaturés et des stérols dans les processus de maturation des géniteurs, d'embryogénèse et de croissance larvaires.

Les lipides polaires de *Pecten maximus* se répartissent en 6 classes : glycolipide (GLY) de 6 à 9 %, phosphatidylinositol (Pl) de 7 à 10 %, de phosphatidyléthanolamine (PE, non plasmalogène) de 5 à 10 %, de phosphatidylcholine (PC) de 35 à 45 % et de plasmalogènes (alkenylacylglycérophospholipide, PLSM) de 25 % à 35 %.

Les proportions varient surtout selon le sexe dans les gonades mais peu entre l'oeuf et la larve. Ces proportions sont maintenues lorsque les animaux sont soumis à des régimes de compositions en acides gras très différentes aussi bien pendant l'ovogénèse, la spermatogénèse que pendant le développement larvaire. Il en est de même pour les proportions d'acides gras saturés, monoinsaturés et polyinsaturés de ces classes de lipides polaires.

L'étude de la composition en acides gras de ces classes a montré qu'elles incorporaient préférentiellement les AGPI à 20 et 22 carbones : le 22 : 6 (n-3) dams le GLY, le 20 : 4 (n-6) dans la Pl, le 20 : 5(n-3) dans la PE, le 22 : 4(n-9) dans la PS, le 22 : 6 (n-3) et le 20 : 5(n-3) dans les PLSM dans un rapport variable selon le sexe et le stade de développement larvaire. Face à des variations drastiques de la composition en AGPI, le métabolisme lipidique tente de maintenir ces compositions spécifiques avec un niveau de protection décroissant selon les classes GLY, Pl > PE, PS, PLSM > PC.

La composition en stérols de l'aliment marque nettement le profil en stérols des gonades mâles et femelles mais il existe une incorporation préférentielle du cholestérol dans les stérols estérifiés des ovocytes qui sont ensuite utilisés pendant l'embryogénèse. Pendant le développement larvaire, l'empreinte des stérols alimentaires est plus importante que dans les gonades des adultes. Ce marquage alimentaire permet de suivre l'incorporation des microalgues dont les compositions en stérols diffèrent selon les espèces. L'usage de régimes monospécifiques a montré que les larves incorporaient préférentiellement le cholestérol ce qui souligne la nécessité de l'apporter dans l'aliment pour assurer une bonne croissance.

Cette étude au niveau des lipides membranaires a permis de préciser les besoins des mollusques et d'expliquer partiellement les différences de performances obtenues avec des régimes monospécifiques. Des seuils de déficiences et des niveaux optimaux de ces éléments essentiels en ont été déduits.

Source : MNHN

ANALYSES D'OUVRAGES

D. GAUJOUS.– ***La pollution des milieux aquatiques : aide-mémoire.*** **2e édition revue et corrigée ; Ed. Technique & Documentation - Lavoisier, 1995, 220 p.**

L'auteur, dans son avant propos, définit l'ambition de ce livre : "présenter l'essentiel des connaissances nécessaires à la compréhension des problèmes de pollution des milieux aquatiques, en particulier dans les domaines de la chimie et de la biologie" pour un usage pratique et une consultation rapide s'adressant à des non-spécialistes.

Quatre chapitres consacrés respectivement aux aspects généraux de la pollution des eaux, les paramètres de la pollution, les êtres vivant dans l'eau, la pollution des milieux aquatiques, permettent d'aborder les différents aspects de la pollution des eaux, aussi bien continentales que marines.

Dans le premier chapitre, après avoir défini la notion d'altération et de pollution du milieu, les aspects généraux de la pollution des eaux sont abordés. Les origines de la pollution (domestique, industrielle, agricole, phénomènes naturels) sont évoquées en caractérisant en quelques lignes chacun des grands types de pollution. Puis les conséquences sont analysées sous ces différents aspects : sanitaires, écologiques, esthétiques, industrielles et agricoles en considérant l'eau comme un produit dont une certaine qualité est requise selon les usages. L'importance de la pollution est abordée d'un point de vue économique et politique ; l'on peut regretter, par contre, qu'aucune donnée chiffrée ou estimée des différents rejets dans le milieu aquatique n'apparaît. Les différentes approches des méthodes d'étude de la pollution sont présentées : épidémiologique, socio-économiques, écotoxicologiques et écologiques. L'auteur consacre les paragraphes suivants à la définition d'un certain nombre de notions de base en toxicologie (manifestations de la toxicité, bases de la mesure de la toxicité, DL50-CL50, tests daphnies, microtox... en insistant sur la notion de "modes opératoires normalisés", sur la corrélation entre les tests de bioaccumulation et le coefficient de partage, les modes d'action des toxiques, la génotoxicité avec une présentation claire de tests de génotoxicité, tels que le test sur les d'Ames, micronoyaux, SOS chromotest). Il donne également des définitions en écotoxicologie (tests biologiques, létaux, sublétaux, chroniques, notions de bioindicateurs et leur utilisation) et en écologie (écosystème et énergie, répartition des êtres vivants et leurs relations avec le milieu, facteurs abiotiques et facteurs biotiques, stratégies démographiques, évolution des écosystèmes). Cette dernière partie présentant certaines faiblesses liées au désir de résumer brièvement des problèmes complexes, telles que l'ensemble des interactions des êtres vivants avec leur milieu (en particulier son approche de la niche écologique).

Dans le 2e chapitre consacré aux paramètres chimiques de la pollution sont décrits succinctement les caractéristiques physico-chimiques du milieu aquatique, les éléments minéraux majeurs, les oligo-éléments et les toxiques minéraux, les produits organiques que l'on peut y rencontrer, les principales méthodes d'analyse chimique des eaux, la mesure des matières organiques. Les phénomènes de pollution se traduisant en général par des modifications des caractéristiques physico-chimiques du milieu récepteur, un des moyens de caractériser la pollution est donc de mesurer ces caractéristiques. Pour chaque paramètre physique (température, pH, minéralisation, turbidité...) ou chimique sont précisés à chaque fois le rôle écologique du paramètre, les moyens de le mesurer, les caractéristiques moyennes des milieux en France et le cadre législatif français voire européen (normes eau potable, norme de rejets) ceci d'une façon très claire, simple mais compréhensive. En ce qui concerne les toxiques minéraux (en particulier les métaux lourds) et les produits organiques (matières organiques naturelles, hydrocarbures, trihalométhanes, solvants chlorés, insecticides et pesticides, dioxines, phénols, PCB, détergents...) sont évoqués, de plus, succinctement, les effets écologiques et les effets sur la santé humaine. Cette description est complétée par une revue des principales méthodes d'analyse chimique de l'eau (colorimétrie, spectrométrie, électrodes spécifiques, chromatographie, spectrométrie de masse...) et du dosage de la matière organique (oxydabilité au permanganate, DBO5, DCO, DTO, COT...) en donnant clairement le principe de la méthode ainsi (et surtout) que les limites d'utilisation de la méthode.

Dans le 3e chapitre sont passés en revue tous les êtres vivants que l'on peut rencontrer dans le milieu aquatique (eau douce et marine) depuis les bactéries jusqu'aux animaux en passant par les virus et les plantes. Revue exhaustive, insistant sur les principaux genres ayant une importance dans l'étude de la pollution (indicateur biologique de la qualité de l'eau), d'intérêt économique ou écologique majeur. La seule critique que l'on peut faire, c'est que parfois les schémas illustrant ce chapitre, trop sommaires, ne sont pas très représentatifs du groupe que l'on veut illustrer.

Dans le dernier chapitre sont analysées les principales pollutions touchant successivement les cours d'eau, les lacs, les eaux souterraines et le milieu marin. Sans rechercher l'exhaustivité, l'auteur parcourt pour chacun de ces grands types de milieux aquatiques les principales pollutions qui les affectent et leurs conséquences aussi bien écologiques, économiques et récréatives. Ainsi sont surtout analysés, pour les cours d'eau le problème de la pollution par les matières organiques, pour les lacs les phénomènes d'eutrophisation, pour les nappes souterraines la pollution par les pesticides, les nitrates et les micropolluants toxiques et pour le milieu marin la pollution du milieu côtier : eutrophisation, hydrocarbures, contamination bactérienne...

Un index et une bibliographie sommaire mais donnant les références d'un certain nombre d'ouvrages de base permettant d'approfondir les différents points abordés dans cet aide-

Source : MNHN

mémoire complètent cet ouvrage. On peut cependant regretter que ce qui semble une volonté de l'auteur de ne citer que des ouvrages français, l'amène à donner des références un peu anciennes par rapport à des ouvrages en anglais plus récents.

En conclusion cet ouvrage répond fort bien (malgré quelques petites imperfections) à son propos, à savoir d'être un aide-mémoire sur les problèmes de pollution des milieux aquatiques, exposant simplement l'ensemble des connaissances de base nécessaires à la compréhension et à l'étude de ces problèmes sur lesquelles tous doivent s'appuyer pour la recherche comme pour l'action. Ouvrage très utile pour le non-spécialiste mais aussi pour le chercheur ou l'enseignant, car il permet de faire un panorama succinct mais complet de ce vaste problème de la pollution des eaux, depuis ses origines multiples, jusqu'à ses nombreux effets, en passant par une bonne revue des méthodes d'analyse.

Michel ÉCHAUBARD

P. POINTEREAU & D. BAZILE.– ***Arbres des champs, haies, alignements, prés, vergers, ou l'art du bocage*****. Ed SOLAGRO/Toulouse. 1995, 139 pages, 160 F.**

Il est important que deux agronomes s'intéressent aux arbres, en dehors de ceux des forêts dont on met toujours en avant l'augmentation des surfaces, phénomène qui masque la disparition des bosquets, des haies et des arbres isolés. L'arbre est souvent l'ennemi à abattre, il gène le passage des machines agricoles, il dérange les automobilistes et, en ville, il oblige à balayer les feuilles !

On a oublié toute son histoire, sa participation à la vie et à l'économie rurales, son rôle protecteur et régulateur du climat, du vent, de la circulation des eaux, sa beauté créatrice de paysages où il fait bon vivre. Le livre retrace toute cette diversité d'actions, chiffres à l'appui.

La seconde partie est consacrée aux aspects techniques de la plantation et à l'enseignement d'une gestion protectrice des arbres et des haies.

Ce livre se veut un outil pratique pour une rénovation du bocage et de nos paysages dégradés car il fait le point sur les mesures actuelles de plantation et de protection des haies et des bois à travers les lois en vigueur, notamment celle de 1993 sur la protection et la mise en valeur des paysages. Les aides financières qui accompagnent la réforme de la Politique Agricole Commune depuis 1992 sont explicitées et les applications en Europe citées à titre d'exemples.

L'ouvrage est très clairement présenté, avec de belles illustrations et des "brèves" en marge qui fournissent de nombreuses indications pratiques. La bibliographie est soignée.

Ajoutons que l'éditeur, SOLAGRO, 219 Avenue de MURET, 31300 Toulouse, est une association dont le but technique est le développement des énergies **renouvelables** en agriculture : séchage solaire, filière bois, valorisation du biogaz...

Germaine RICOU

F. RAMADE.– ***Éléments d'écologie appliquée*****. 5e Edition. Ediscience international / Paris 1995, 632 pages.**

A un an d'intervalle, F. RAMADE a revu ses ouvrages : *Écologie fondamentale* en 1994, *Écologie appliquée* en 1995. Pour *Écologie fondamentale,* il s'agit de la 2e édition, pour *Écologie appliquée* de la 5e édition et il est intéressant de se reporter aux préfaces des éditions précédentes qui sont reprises en tête du volume, écrites par F. BOURLIERE pour la 4e édition et par P. PESSON Pour la 1ère. Ces écrits ne sont-ils pas liés à la vie de la Société d'Écologie depuis ses débuts ?

La série des ouvrages de F. RAMADE connaît un grand succès et il faut s'en réjouir car ils forment une suite complète, posant les principes de la science écologique et en montrant les applications, ouvrage toujours réactualisés et riches en références bibliographiques. Une telle série valorise les travaux des laboratoires de recherche, notamment français qui ont souvent besoin d'un soutien pour être entendus.

On a souvent tendance à médiatiser l'écologie appliquée par un certain côté négatif. Il est évident qu'elle est surtout évoquée lors des catastrophes telles que marées noires, fuites radioactives, effets toxiques des décharges... Cette déformation masque son côté positif et technique qui devrait être pris en compte avant tout aménagement ou installation, à travers des études d'impact valables, faites par des spécialistes et non par des technocrates d'administrations souvent juges et parties.

L'ouvrage de F. RAMADE présente l'ensemble des problèmes liés à la dégradation de la biosphère, comme dans l'édition précédente. Toutes les pollutions, de l'air, des sols, des eaux continentales et océaniques, des installations spéciales comme celles de l'industrie nucléaire sont analysées sur le plan physique et chimique avec une présentation de leurs effets biologiques.

D'importants compléments concernent le chapitre sur la conservation de la nature dont les éléments ont beaucoup évolué avec la "directive habitats" et la signature d'une convention internationale sur la biodiversité biologique à la suite de la Conférence de Rio.

L'ouvrage offre, ainsi, les bases techniques fondées sur les résultats des chercheurs qui permettent la compréhension des problèmes actuels en y ajoutant la manière de les traiter.

Germaine RICOU

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Écologie, the journal of the Société Française d'Écologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts, forum and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence. French could be written or rewritten by the redaction if necessary :

- the title written in French and English
- surname of author (s), full name and full adress or different addresses on a separate sheet
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- an abridged version up to 5,000 signs written in French and English
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in French and English the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Manuscripts are sumitted with out the authors name and adress (blind refereeing) to two referees at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of referees on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the referee again. The referree will received the paper as it is published.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1996 à Écologie Vol. 27 (1) au Vol. 27 (4)
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en ***francs français, frais de port inclus.***
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	535,00 F	11,23 F	546,23 F
CEE	535,00 F		535,00 F
ETRANGER hors CEE	567,00 F		567,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F	10,71 F	520,71 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F		481,50 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F		510,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT : Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Imprimerie Louis-Jean - 05003 - GAP

Dépôt légal n°473 Juin 1996

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE
— TOME 27 - N° 2 —
Juin 1996

SOMMAIRE

SEGHIERI, J.– Rythmes saisonniers d'une savane soudano-sahélienne en relation avec l'hydrodynamique du sol 67

GHANNOUCHI, R. & SAISON, J.Y.– Composition ionique des eaux de pluie collectées sur le massif vosgien de 1989 à 1991 79

BRUNET, R.-C.– Évaluation de la dénitrification dans le lit mineur de l'Adour 91

BORNARD, A., COZIC, P. & BRAU-NOGUÉ, C.– Diversité spécifique des végétations en alpage : influence des conditions écologiques et des pratiques 103

Résumés de thèses 117

Analyses d'ouvrages 125

CONTENTS

SEGHIERI, J.– Seasonal rhythms in a sudano-sahelian savanna in relation to soil water dynamics 67

GHANNOUCHI, R. & SAISON, J.Y.– Chemical composition of atmospheric precipitation in the Vosges from 1989 to 1991 79

BRUNET, R.-C.– Importance of the denitrification in the mean water channel of the Adour river in south west France 91

BORNARD, A., COZIC, P. & BRAU-NOGUÉ, C.– Species diversity of vegetations in alpine pastures : influence of ecological conditions and practices 103

Thesis reviews 117

Books reviews 125

ÉCOLOGIE **est indexée dans la base de données BIOSIS et dans Cambridge Scientific Abstracts (Animal behavior abstracts, Oceanic abstracts & Water resources abstracts)**

Source : MNHN